



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**EL PAPEL ECOLÓGICO DEL FUEGO Y LA HERBIVORÍA EN LOS
PASTIZALES ÁRIDOS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE, MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JOSÉ EDUARDO PONCE GUEVARA

**TUTOR PRINCIPAL
DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**COMITÉ TUTOR
DR. RODRIGO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**DR. ED FREDRICKSON
DEPARTMENT OF AGRICULTURE
EASTERN KENTUCKY UNIVERSITY**

CIUDAD UNIVERSITARIA CD. MX. NOVIEMBRE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**EL PAPEL ECOLÓGICO DEL FUEGO Y LA HERBIVORÍA EN LOS
PASTIZALES ÁRIDOS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE, MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JOSÉ EDUARDO PONCE GUEVARA

**TUTOR PRINCIPAL
DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**COMITÉ TUTOR
DR. RODRIGO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**DR. ED FREDRICKSON
DEPARTMENT OF AGRICULTURE
EASTERN KENTUCKY UNIVERSITY**

CIUDAD UNIVERSITARIA CD. MX. NOVIEMBRE 2016



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 11 de abril de 2016, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **PONCE GUEVARA JOSÉ EDUARDO** con número de cuenta **510020730** con la tesis titulada: "**EL PAPEL ECOLÓGICO DEL FUEGO Y LA HERBIVORÍA EN LOS PASTIZALES ÁRIDOS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE**", bajo la dirección del **DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ**:

| | |
|-------------|--------------------------------|
| Presidente: | DR. GERARDO SUZÁN ASPIRI |
| Vocal: | DRA. EK DEL VAL DE GORTARI |
| Secretario: | DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ |
| Suplente: | DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES |
| Suplente | DRA. ANA DAVIDSON |

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 04 de octubre de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



La investigación científica, más que una profesión es una actitud ante la vida.

MARCELINO CEREJIDO

Es poco probable una conservación comunitaria exitosa cuando las comunidades locales poseen poca información relevante acerca de la dinámica del recurso que otros desean que ellos conserven.

ELIONOR OSTROM

Agradecimientos Institucionales

Agradezco al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todo el apoyo brindado durante la realización de la tesis.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada que me permitió desarrollar y concluir el Posgrado.

Agradezco al comité tutorial que revisó y enriqueció el proyecto:

Dr. Gerardo Ceballos González (Tutor principal)

Dr. Rodrigo Medellín Legorreta

Dr. Ed Fredrickson

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, ser parte de esta Casa de Estudios me llena de orgullo y de responsabilidad de servir a la sociedad mexicana.

Agradezco a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el apoyo y los esfuerzos encaminados a la conservación de los pastizales en la Reserva de la Biosfera Janos.

Agradezco a al *The Nature Conservancy* por las facilidades otorgadas para desarrollar el proyecto de investigación en la Reserva Ecológica El Uno.

Agradezco a las instituciones que han financiado el proyecto de conservación de los pastizales en la Reserva de la Biosfera Janos: a la *Alianza World Wildlife Fund - Fundación Carlos Slim AC*, *JM Kaplan Fund* y *The Whitley Fund for Nature*.

o

Agradecimientos Personales

Agradezco a mi familia, gracias por su apoyo y ser el pilar sobre el cual construí este logro. A ustedes les dedico cada uno de mis logros.

Agradezco al Dr. Gerardo Ceballos y al Dr. Rodrigo Medellín, gracias por el entusiasmo, conocimiento, energía, entrega y pasión que tienen por la conservación de la vida silvestre, sin duda he aprendido bastante de ustedes.

Al Dr. Ed Fredrickson y la Dr. Ana Davidson quienes aportaron una visión diferente que complementó el proyecto de conservación de los pastizales en la Reserva de la Biosfera Janos.

Agradezco al jurado que revisó y enriqueció la tesis:

Dr. Gerardo Suzán (Presidente)
Dra. Ek de Val de Gortari (Vocal)
Dr. Rurik Hermann List (secretario)
Dr. Joaquín Arroyo
Dra. Ana Davidson

Agradezco al Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, al Instituto de Ecología y a todo su equipo por el apoyo incondicional que siempre me brindaron.

Dra. Coro Arizmendi, coordinadora del Posgrado en Ciencias Biológicas, y todo su equipo por el amable e incondicional apoyo brindado en todo momento.

A los amigos y colegas con los que compartí horas platicando y discutiendo sobre los retos y oportunidades en la conservación de la diversidad biológica en Latinoamérica, a todos ustedes, gracias totales.

- A todos los colegas quienes dedican su tiempo y energía para promover la conservación de la diversidad biológica y cultural de México -

Contenido

| | |
|---|----|
| Resumen..... | 1 |
| Abstract..... | 3 |
| Introducción | 5 |
| Capítulo I. El papel ecológico del fuego en los pastizales de Norteamérica--..... | 15 |
| Capítulo II. El papel ecológico de los herbívoros vertebrados en pastizales y desiertos..... | 32 |
| Capítulo III. Black-tailed prairie dogs, cattle management, and the restoration of arid grasslands in the Chihuahuan desert..... | 55 |
| Capítulo IV. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock..... | 67 |
| Capítulo V. The Janos Biosphere Reserve, Northern Mexico..... | 80 |
| Discusión | 88 |
| Conclusiones..... | 92 |
| Literatura citada | 94 |

Resumen

La pérdida y fragmentación de los pastizales en América del Norte se ha dado en gran medida por la introducción y manejo inadecuado de ganado doméstico, la eliminación de herbívoros nativos y alteración de los ciclos naturales de fuego. Ambos fenómenos, la herbivoría y el fuego, interactuaron por miles de años y tienen un papel funcional en la estructura y composición de la vegetación donde se presentaban. Sin embargo, en gran parte de los pastizales de América del Norte, el ganado doméstico (*Bos taurus*) ha suplantado al bisonte americano (*Bison bison*), y coexiste con el perro de la pradera (*Cynomys* spp). El perro de la pradera ha sido eliminado en el 98% de su distribución histórica, mientras que el fuego ha sido considerado como un elemento negativo para los pastizales y prácticamente eliminado. La comprensión de las relaciones ecológicas entre el ganado, el perro de la pradera, el fuego y sus efectos en la vegetación es esencial para la comprensión del efecto que tienen las actividades humanas en el ecosistema y su potencial uso como herramientas de restauración. Mediante una revisión bibliográfica, se documentó el papel ecológico que tiene el fuego y la herbivoría en los pastizales áridos de Norteamérica, ambos documentos justificaron la inclusión de estos elementos como herramientas potenciales de restauración y conservación de los pastizales en el *Plan de Manejo de la Reserva de la Biosfera Janos* y en el *Plan Integral de Manejo de Fuego en la Reserva Ecológica El Uno*. Para comprender las interacciones entre el perro de la pradera y el ganado doméstico, se estableció un experimento a largo plazo que separó y evaluó los efectos independientes e interactivos de cada especie sobre la estructura de la vegetación y en el establecimiento del mezquite, en los pastizales áridos de la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México, sitio que alberga uno de los complejos de colonias de perro llanero más grandes en el Desierto Chihuahuense. Los resultados demuestran que el

perro de la pradera y el ganado doméstico tienen un efecto distintivo y un efecto sinérgico en la estructura de la vegetación. La altura de la vegetación fue significativamente menor en las parcelas donde ambas especies estuvieron presentes en comparación con las parcelas que solamente contenían una especie o ninguna de las dos. Se documentó que la abundancia de mezquite fue de tres a cinco veces mayor en las parcelas en las que se retiraron perros de la pradera comparado con las parcelas que mantuvieron la presencia del perro de la pradera. Los mezquites sufrieron efectos por las actividades de forrajeo de ambas especies, sin embargo, el efecto significativo provino de los perros de la pradera, quienes redujeron tanto la altura como la cobertura del mezquite. Sorprendentemente, encontramos que a dos años de iniciar el experimento la abundancia de perrito de la pradera se incrementó significativamente con la presencia de ganado en comparación con las parcelas donde no se le permitió el acceso al ganado.

La conservación de los pastizales, y del resto de ecosistemas, no sólo implica la conservación de lugares bien preservados sino también la conservación de los procesos ecológicos que han co-existido en los pastizales de Norteamérica. El comprender el efecto de la herbivoría de cada región nos permitirá diseñar mejores estrategias de manejo que mantengan a largo plazo la continuidad de los ecosistemas. Los pastizales del Desierto Chihuahuense puede mantener poblaciones viables de herbívoros silvestre y de ganado doméstico, siempre y cuando la abundancia de ambos grupos sea regulada de tal manera que los efectos interactivos mantenga la provisión de servicios ambientales que brindan los pastizales. Es urgente hacer compatibles las estrategias de conservación con las estrategias producción agropecuarias, para lo cual es indispensable fomentar la participación social, institucional y gubernamental para diseñar, difundir y aplicar mejores prácticas de manejo que incluyan la conservación de los procesos ecológicos de los que dependen los ecosistemas.

Abstract

The loss and fragmentation of grasslands in North America has been largely by the introduction and inadequate management of domestic livestock, elimination of native herbivores and alteration of the natural cycles of fire. Both phenomena, herbivory and fire, interacted for thousands of years and have a functional role in the structure and composition of vegetation. However, in much of North American grasslands domestic cattle (*Bos taurus*) has supplanted the American bison (*Bison bison*), and coexists with prairie dog (*Cynomys* spp). The prairie dog has been eliminated in 98% of its historical range, while fire has been considered as a negative element for pasture and virtually eliminated. Understanding the ecological relationships between cattle, prairie dog, fire and its effects on vegetation is essential for the understanding of the effect of human activities on the ecosystem and its potential use as restoration tools. Through a literature review, the ecological role of fire and grazing in the arid grasslands of North America was documented, both documents justifying the inclusion of these elements as potential tools for restoration and conservation of grasslands in the Management Plan of the Janos Biosphere Reserve and in the Fire Management Plan for the El Uno Ecological Reserve. To understand the interactions between prairie dog and domestic livestock, a long-term experiment was established and evaluated the independent and interactive effects of both species on vegetation structure and the establishment of mesquite in the arid grasslands of the Janos Biosphere Reserve, Chihuahua, Mexico, site that hosts one of the most representative complexes of prairie dog colonies in the Chihuahua Desert. The results show that prairie dog and domestic livestock have a distinctive effect and a synergistic effect on vegetation structure. The vegetation height was significantly lower in plots where both species were present compared to the plots that contained only one species or neither. It was reported that the abundance of mesquite was three to five

times higher in plots where prairie dogs were removed, compared with plots that kept the presence of prairie dog. Mesquite effects suffered by foraging activities of both species, however, the significant effect came from prairie dogs, who reduced both mesquite height and coverage. Surprisingly, we found that abundance of prairie dog increased significantly with the presence of cattle compared with the plots where it was not allowed access to livestock.

Conservation of grasslands not only involves the conservation of well-preserved sites but also the preservation of the ecological processes that have co-existed on grasslands. Understanding the effect of herbivory in each region will allow us to design better management strategies to maintain long-term continuity of ecosystems. Chihuahuan Desert grasslands can maintain viable populations of native and domestic herbivorous, but only when abundance of both groups is regulated so the interactive effects keep the provision of environmental services provided by grasslands. It is urgent to reconcile conservation strategies with strategies agricultural production, for which it is essential to promote the social, institutional and government participation to design, disseminate and implement best management practices including conservation of ecological processes upon which ecosystems.

Introducción

Los pastizales ocupan aproximadamente 55 millones de km² (43%) de la superficie terrestre, en este ecosistema habitan cerca de 800 millones de personas (10% de la población mundial) y en ellos se produce el 70% de los productos agrícolas en el mundo, mientras que gran parte de los pastizales que no han sido convertidos a campos agrícolas han sido convertidos en zonas ganaderas. La creciente demanda por recursos naturales para satisfacer el crecimiento poblacional actual ha causado una severa degradación en los pastizales del mundo (Hoekstra *et al.* 2005, Curtin y Western 2008, FAO 2010, Gilles *et al.* 2011). La expansión agrícola, el sobrepastoreo causado por la introducción de ganado doméstico, la sobreexplotación de cuerpos de agua y la alteración en los regímenes naturales de herbivoría y fuego son algunos de los principales factores que han causado la degradación y fragmentación de este ecosistema. Esta degradación, considerada como la pérdida de diversidad biológica y la destrucción del hábitat (Loreau *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005, Millennium Ecosystem Assessment 2005), ha causado la extinción local de especies y poblaciones de plantas y animales que por siglos habían co-existido y establecido estrechas relaciones entre ellas. En cada sitio, tanto plantas como animales interactuaron con la topografía y fenómenos naturales, definiendo la composición y estructura que conocemos actualmente (Owen-Smith 1987, Jones *et al.* 1994, Power *et al.* 1996, Frank *et al.* 1998).

En los pastizales alrededor del mundo, dos grupos funcionales han interactuado y formado asociaciones con la vegetación y fauna asociada (McNaughton 1984, Augustine y Mcnaughton 1998, Frank *et al.* 1998, Anderson *et al.* 2006, Bakker *et al.* 2006). Grandes herbívoros (>100 kg) como bisontes, ungulados africanos y elefantes tienen un efecto significativo a gran escala en la vegetación mediante sus

concentraciones masivas, sus hábitos de alimentación y los movimientos migratorios que realizan anualmente. Por otro lado, mamíferos pequeños (<1kg) como roedores y lagomorfos, con hábitos más sedentarios, tienen también un impacto más localizado mediante sus hábitos alimentarios y la construcción de extensos sistemas de madrigueras subterráneas que anualmente remueven toneladas de minerales y nutrientes (Huntly y Inouye 1988, Whicker y Detling 1988, Smith y Foggin 1999).

A pesar de tener una biomasa desproporcionalmente menor en el ecosistema que habitan, tienen un impacto único que ninguna otra especie podría tener. Por un lado crean una matriz única temporal y espacial en la estructura y composición de la comunidad vegetal, de invertebrados y vertebrados en los pastizales donde habitan, y por otro lado modifican la estructura, humedad y disponibilidad de nutrientes para muchas otras especies (Jones *et al.* 1994, Augustine *et al.* 1998, Power *et al.* 1996, Fuhlendorf y Engle 2001, Suttie *et al.* 2005, Davidson *et al.* 2012). Por tales efectos, algunas especies de estos grupos como el perrito llanero de cola negra y el bisonte americano, han sido consideradas como *especie clave* (Miller *et al.* 1994, Frank *et al.* 1998, Ceballos *et al.* 1999, Knapp 1999, Kotliar *et al.* 2006). Sin embargo, durante el último siglo los ungulados nativos en gran parte de su distribución natural han sido sustituidos por ganado doméstico mientras que los herbívoros pequeños han sido considerados como plagas y exterminados en gran parte de su distribución histórica (Suttie *et al.* 2005, Delibes-Mateos *et al.* 2011, Davidson *et al.* 2012).

En Norteamérica, el bisonte americano (*Bison bison*) y el perrito de la pradera (*Cynomys* spp.) han tenido una influencia significativa en los pastizales. Por un lado, el bisonte tiene efectos en la estructura y composición de la vegetación incrementando la diversidad biológica, controlando el establecimiento de especies arbustivas e

incrementando la disponibilidad de nutrientes mediante la deposición de orina y excremento; mediante sus actividades de pastoreo, concentraciones masivas y movimientos migratorios, impactan estimulando o controlando el establecimiento y crecimiento de algunas especies vegetales (Knapp 1999, Frank *et al.* 1998). Por su parte, el perrito de la pradera, un roedor fosorial, vive en madrigueras subterráneas que ellos mismos construyen; viven en grupos familiares formados por uno o dos machos adultos, 3 a 4 hembras adultas y juveniles, que interactúan con otros grupos familiares y forman colonias de un tamaño variable, desde menos de una hectárea hasta más de 2,000 ha. Los perritos de la pradera tienen un efecto significativo en los pastizales a diferentes escalas: 1) en las propiedades químicas y biológicas del suelo ya que los sistemas de madrigueras permiten una mayor infiltración de oxígeno y humedad, así como una mayor redistribución de nutrientes y materia orgánica, lo que aumenta la disponibilidad y facilita la absorción de nutrientes por la vegetación asociada a las colonias de perrito de la pradera, 2) mediante sus actividades de forrajeo crean parches o islas de vegetación muy particular, manteniendo la vegetación baja y evitando el establecimiento de árboles o arbustos, 3) proveen hábitat para otras especies, incluyendo anfibios, reptiles, aves y mamíferos y, 4) son presa de numerosos depredadores (Whicker y Detling 1988, Miller *et al.* 1994, Wltzin *et al.* 1997, Ceballos *et al.* 1999, Kotliar *et al.* 2006).

Al igual que en el resto del mundo, los pastizales de Norteamérica han sido severamente afectados; los pastizales altos, las praderas mixtas y los pastizales bajos cubren solamente el 1%, 20% y 30% de su distribución histórica, respectivamente, y los que quedan se encuentran bajo una fuerte presión humana (Gauthier y Wiken 1998). Esta degradación, vino acompañada con la extinción de poblaciones tanto de perrito de la pradera, que ha sido eliminado por su real o supuesta competencia con el ganado y

actualmente sobrevive en apenas el 2% de su distribución histórica (Miller *et al.* 2007, Ceballos *et al.* 2010), el bisonte que igualmente sobrevive en sólo el 2% de la distribución que tenía hace 100 años (Knapp 1999, List *et al.* 2007). Las fuertes presiones antropogénicas y la pérdida de especies nativas están causando que gran parte de los pastizales áridos en Norteamérica esté en un proceso de degradación (Schlesinger *et al.* 1990, Millennium Ecosystem Assessment 2005). El proceso de degradación de los ecosistemas áridos, llamado desertificación, es un proceso que ocurre en ecosistemas áridos, semiáridos o seco sub-húmedos en la que se pierde la cobertura vegetal (pastos y hierbas nativas) y con ello la cantidad de combustible necesario para mantener los ciclos naturales de fuego, se pierde parcial o totalmente la fertilidad de los suelos, se da una rápida expansión de especies arbustivas como resultado de variables climáticas, económicas, institucionales, políticas y demográficas. Estas variables causan la expansión descontrolada de áreas agrícolas, el sobrepastoreo y la construcción de infraestructura agropecuaria. Sin embargo, la severidad de la degradación va a seguir diversos caminos de acuerdo a las condiciones históricas, naturales y ambientales de cada región (Geist y Lambin 2004).

Janos, la última pradera

Los pastizales áridos del suroeste de Estados Unidos y el noroeste de México, son un ejemplo de esta situación. Por décadas han estado sujetos a un pastoreo intenso que, al conjuntarse con periodos prolongados de sequía, han provocado la degradación de miles de hectáreas en los pastizales áridos y semiáridos del Desierto Chihuahuense. Estos pastizales mantenían en la década de los 80's uno de los complejos de colonias de perrito de la pradera de cola negra más grandes del continente (55,000 ha) y el complejo más significativo que se encuentra en el Desierto Chihuahuense (Ceballos *et al.* 2005).

Hasta los años 80's del siglo pasado, el noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos mantenían extensas áreas cubiertas por pastizales áridos bien conservados, sin embargo, ante la degradación de los pastizales por un pastoreo excesivo y sin dar tiempo de recuperación, y la reducción en las colonias de perrito de la pradera causaron cambios drásticos en el paisaje y más de 40,000 ha de pastizal fueron transformados en matorrales áridos dominados por mezquite (*Prosopis glandulosa*), las zonas riparias han sido desecadas y extensas áreas han perdido por completo la cobertura vegetal (Ceballos *et al.* 2010). Arbustos como el mezquite se han expandido ampliamente en una gran porción de los pastizales áridos de México y Estados Unidos de América, en donde se le atribuye al sobrepastoreo y dispersión de semillas de mezquite por el ganado, la alteración en el régimen natural de fuego, las condiciones de sequía y la eliminación de fauna silvestre (Fredrickson *et al.* 1998, Curtin *et al.* 2000, Kerley y Whitford 2000).

La Reserva de la Biosfera Janos fue declarada como área natural protegida en 2009. Inmersa en los municipios de Janos, Casas Grandes y Ascensión en Chihuahua, y el municipio de Agua Prieta en Sonora, la región está cubierta por pastizales, matorrales y bosques templados en las partes más elevadas en las montañas. La región es un mosaico de propiedades privadas, principalmente poseídas por comunidades (ejidos) o por una o pocas familias (List *et al.* 2010). Entre 1980 y 2000, la región fue impactada por una rápida y descontrolada expansión agrícola y ganadera. A pesar de que la región había estado sometida a un pastoreo constante, la región de Janos experimentó el periodo más seco en 50 años, lo que ocasionó que grandes extensiones de pastizal se degradaran. Sólo entre la década de los 1990 y 2000, más de 100,000 ha de pastizal fueron alteradas significativamente (Ceballos *et al.* 2010). Las colonias de perrito de la pradera en la región han sido igualmente fragmentadas, de las 55,000 ha que ocupaban las colonias a finales de la década de los 80, para el 2005 se había reducido en 73% y

para el 2014 menos del 10% se mantenía severamente fragmentado. Con la pérdida de perrito de la pradera, se perdió también el control que ejercían los roedores en el establecimiento y crecimiento de especies arbustivas como el popotillo (*Ephedra trifurca*) y el mezquite (Ceballos *et al.* 2010).

Mientras que las actividades humanas continúan transformando los pastizales, pocos estudios se han enfocado en comprender los efectos específicos de dichas actividades sobre la estructura y funcionalidad de los ecosistemas y demostrar los efectos negativos de un manejo inadecuado en la cantidad y calidad de los servicios ambientales que proporcionan. Conocer y entender los efectos interactivos de herbívoros nativos y domésticos, así como la interacción que tienen con fenómenos naturales como fuego y cambios ambientales es esencial para comprender el efecto que tienen las actividades humanas y para diseñar estrategias de manejo más acordes con los regímenes naturales de cada lugar y nos permitan detener y contrarrestar los efectos negativos de las actividades humanas. El objetivo fue determinar el papel ecológico del fuego y la herbivoría en los pastizales áridos del Desierto Chihuahuense mediante una revisión bibliográfica y mediante el establecimiento de un experimento a largo plazo para evaluar los efectos individuales e interactivos del perro llanero y el ganado doméstico en la estructura de la vegetación y en el establecimiento de mezquite en los pastizales áridos del Desierto Chihuahuense. En el capítulo I, se presenta una revisión bibliográfica del papel ecológico del fuego y las consecuencias de alterar los regímenes naturales, así mismo se resalta el papel que ha tenido la percepción negativa de la sociedad hacia el fuego, no sólo en pastizales, si no en todos los ecosistemas forestales del país. Dicha revisión proveyó la justificación para el diseño de un Plan Integral de Manejo de Fuego para la Reserva Ecológica El Uno, como un ejemplo del uso potencial del fuego como una herramienta de restauración. En el capítulo II, se presenta una

revisión bibliográfica sobre el papel ecológico que tienen los herbívoros en los pastizales y desiertos, al igual que el capítulo anterior, se presentan las consecuencias de alterar los regímenes de herbivoría y en específico el efecto que ha tenido la introducción de ganado en el proceso de desertificación. El capítulo también documenta los beneficios que tiene el manejo sustentable de ganado y su potencial como una herramienta de restauración de pastizales. Así mismo, la información generada dio la justificación para considerar el pastoreo como una herramienta de restauración en los pastizales. En los capítulos III y IV se presenta la investigación en la Reserva de la Biosfera Janos que manipuló simultáneamente la presencia y ausencia del perrito de la pradera y el ganado doméstico. En ambos capítulos se plantearon y respondieron las siguientes preguntas: 1) ¿Tienen el perrito de la pradera y el ganado un efecto distintivo en la estructura y composición de la vegetación?, 2) ¿Tiene el perrito de la pradera y el ganado efectos combinados significativos, en comparación con los efectos individuales?, 3) ¿La presencia de ganado tiene un efecto en la abundancia de perrito de la pradera?, y 4) ¿Cuáles son las implicaciones de estas interacciones y efectos combinados para la conservación y manejo de los pastizales áridos donde co-existen ambas especies? Finalmente, En el capítulo V se presenta un artículo que hace referencia a la creación de la Reserva de la Biosfera Janos, proceso que se dio a la par de la presente tesis doctoral y resaltó la importancia de utilizar e integrar sólidas bases científicas en estrategias de conservación.

Literatura citada

- Anderson R. 2006. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 626–647.
- Augustine D. y McNaughton S. 2006. Interactive Effects of Ungulate Herbivores, Soil Fertility, and Variable Rainfall on Ecosystem Processes in a Semi-Arid Savanna. *Ecosystems* 9: 1242–56.
- Augustine D.J. y Mcnaughton S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165–83.
- Bakker E., Ritchie M. y Olf H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780–8.
- Bonham Ch. y Lerwick A. 1976. Vegetation changes induced by prairie dogs on short grass range. *Journal of Range Management* 29: 221–225.
- Ceballos G., Pacheco J. y List R. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in México. *Journal of Arid Environments* 41: 161–172.
- Ceballos G., Davidson A., List R., Pacheco J., Manzano-Fischer P., Santos-Barrera G., *et al.* 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PLoS One* Jan;5(1):e8562.
- Curtin C.G. y Western D. 2008. Grasslands, people, and conservation: over-the-horizon learning exchanges between Africa and American pastoralists. *Conservation Biology* 22:870–877.
- Curtin C.G., Kelt D.A., Frey T.C. y Brown J.H. 2000. One the role of small mammals in mediating climatically driven vegetation change. *Ecology Letters* 3: 309–317.
- Drewa P.B. y Havstad K.M. 2001. Effects of fire, grazing and the presence of shrubs on Chihuahuan Desert grasslands. *Journal of Arid Environments* 48: 429–443.
- Kerley G.I.H. y Whitford W.G. 2000. Impact of grazing and desertification in the Chihuahuan Desert: Plant communities, granivores, and granivory. *American Midland Naturalist* 144: 78–91.
- Davidson A., Detling J. y Brown J. 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 477–485.
- Davidson A.D. y Lightfoot D.C. 2008. Burrowing rodents increase landscape

- heterogeneity in a desert grassland. *Journal of Arid Environments* 72: 1133–1145.
- Delibes-mateos M, Smith A.T., Slobodchikoff C.N., y Swenson J.E. 2011. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation* 144: 1335–46.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2010. Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems. A technical report on grassland management and climate change mitigation.
- Frank D.A., Mcnaughton S.J. y Tracy B.F. 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems profound functional exist between the Serengeti similarities and Yellowstone. *Bioscience* 48: 513–21.
- Fredrickson E., Havstad K.M., Estell R., Hyder P. 1998. Perspectives on desertification: south-western United States. *Journal of Arid Environments* 39: 191–207.
- Fuhlendorf S.D. y Engle D.M. 2001. Restoring Heterogeneity on Rangelands: Ecosystem Management Based on Evolutionary Grazing Patterns. *Bioscience*. 51: 625–32.
- Gauthier D.A. y Wiken E. 1998. The Great Plains of North America. *PARKS*. 8: 9–20.
- Gilles L., Jhon H. y Abad C. 2011. Introduction: Food Security and Environmental Impacts- Challenge for Grassland Sciences. En: Gilles L., Jhon H. y Abad C. (eds). *Grassland Productivity and Ecosystem Services*. Wallingford, Oxfordshire; Cambridge.
- Hoekstra J.M., Boucher T.M., Ricketts T.H., y Roberts C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of hábitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.
- Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., *et al.* 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Huntly N. e Inouye R. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. *BioScience* 38: 786–793.
- Jones C.G., Lawton J.H. y Shachak M. 1994. Organisms as ecosystemen engineers. *Oikos*. 69: 373–86.
- Knapp A.K., Blair J.M., Briggs J.M., Collins S.L., Hartnett D.C. y Johnson L.C. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience* 49: 39–50.
- Kotliar N.B., Miller B.J., Reading R.P. y Clark T.W. 2006. The prairie dog as a

- keystone species. In: Hoogland J.L. (ed). Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands. Washington, D. C.: Island Press.
- List R., Ceballos G., Curtin C., Gogan P.J.P., Pacheco J. y Truett J. 2007. Historic distribution and challenges to bison recovery in the northern Chihuahuan desert. *Conservation Biology* 21: 1487–94.
- List R., Pacheco J., Ponce E., Sierra-Corona R. y Ceballos G. 2010. The Janos Biosphere Reserve Northern Mexico. *International Journal of Wilderness* 16: 35–41.
- Loreau M., Naeem S. y Inchausti P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford: Oxford University Press.
- McNaughton S.J. 1984. Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *American Naturalist* 124: 863–86.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: desertification synthesis. Washington, D. C.: World Resources Institute.
- Miller B., Ceballos G. y Reading R. 1994. The prairie dog and biotic diversity. *Conservation Biology* 8: 677–681.
- Olf H. y Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261–5.
- Owen-Smith N. 1987. The pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13: 351–362.
- Power M.E., Tilman David, Estes James A., Menge Bruce A., Bond William J., Mills L. Scott, Daily Gretchen, Castilla Juan Carlos, Lubchenco Jane, and Paine Robert T. 1996. Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience* 46: 609-20.
- Smith A.T. y Foggin M.J. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Animal Conservation* 2: 235–240.
- Suttie J.M., Reynolds S.G. y Botello C. 2005. Grasslands of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Weltzin J.F., Archer S. y Heitschmidt R.K. 1997. Small mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78: 751–763.
- Whicker D. y Detling J.K. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *BioScience* 38: 778–785.

CAPÍTULO I

El papel ecológico del fuego en los pastizales de Norteamérica

Introducción

Los ecosistemas han estado expuestos por miles de años a disturbios naturales que cada vez que se presentan modifican recursos y sustratos disponibles y cambian la estructura de la comunidad donde se presentan (White y Pickett 1985). Disturbios como tornados, huracanes, incendios, sequías, erupciones volcánicas o inundaciones, han creado una matriz de parches en el paisaje que ha tenido efectos significativos en el ciclo de nutrientes y en el flujo de energía dentro del ecosistema. Sus efectos pueden manifestarse por un par de años o durar cientos de ellos, por ejemplo, en algunos bosques de coníferas que son impactados por incendios, los efectos se pueden observar por 50-70 años, mientras que una erupción volcánica puede tener impactos en el ecosistema hasta por 1,000 años. La periodicidad e intensidad de estos disturbios puede convertirse en una fuerza selectiva capaz de mantener la estructura y definir múltiples procesos ecológicos (Turner y Dale 1998, Foster *et al.* 1998).

El fuego es un fenómeno natural que apareció inmediatamente después del establecimiento de las plantas terrestres en el planeta. Ocasionado principalmente por relámpagos o erupciones volcánicas, interactuó con otras variables como clima, topografía y vegetación para crear un mosaico de vegetación que ha tenido efectos determinantes en patrones y procesos ecológicos (Fuhlendorf y Engle 2001, Bowman *et al.* 2009,). A través de cambios en las condiciones físico-químicas del suelo y en la cantidad de nutrientes disponibles, provoca una serie de estímulos positivos y negativos en la flora que promueven una heterogeneidad espacial en el paisaje (Fuhlendorf y Engle 2001, McPhearson 2006, Schoennagel *et al.* 2008).

Los incendios se presentan con mayor frecuencia cuando las condiciones de humedad en el combustible y en el ambiente son muy bajas, la temperatura es elevada,

hay fuentes de ignición naturales como relámpagos y hay vientos que le dan dirección y movimiento. La intensidad y frecuencia está determinada principalmente por las características del combustible (tipo, humedad, disponibilidad y continuidad), condiciones ambientales (humedad relativa, viento, temperatura) y topografía; sin embargo, las condiciones ambientales son las que más influencia han tenido en el régimen de fuego (Bessie y Johnson 1995, Bowman *et al.* 2009, Trouet *et al.* 2010).

En escala de tiempo geológico, en los últimos 12,000 años el planeta ha presentado ciclos húmedos y secos que duran miles de años y han determinado la dinámica de la vegetación y con ello el régimen de fuego, las condiciones húmedas y templadas aumentaron el volumen de la vegetación aportando una gran cantidad de combustible y aumentando así la periodicidad de los incendios; por el contrario, cuando los periodos se vuelven secos y áridos, la productividad vegetal disminuye y con ello también la carga de combustible y la frecuencia de incendios (Brown *et al.* 2005, Anderson 2006, Bowman *et al.* 2009). En una escala de tiempo más corta, las oscilaciones climáticas como los fenómenos de El Niño, La Niña y la Oscilación del Pacífico, también tienen una influencia en los regímenes de fuego en Norteamérica. En periodos correspondientes a El Niño, muchas regiones reciben una mayor humedad en invierno y primavera lo que disminuye las posibilidades de incendios en verano; por el contrario, durante el periodo de La Niña, las condiciones durante invierno y primavera son muy secas lo que aumenta las posibilidades de incendios en verano (Heyerdahl y Alvarado 2003; Westerling y Swetnam 2003, Morgan *et al.* 2008, Littell 2009, Brunelle *et al.* 2010).

La reconstrucción histórica del fuego es muy importante para comprender los efectos potenciales que éste puede tener en el presente (Whelan 1995); en ese sentido, en las últimas décadas se han desarrollado técnicas para determinar la frecuencia de los

incendios, las cuales incluyen el estudio de anillos de crecimiento en árboles en busca de marcas dejadas por incendios (Basain y Swetnam 1990, Swetnam y Baisan 2003, Heyerdahl y Alvarado 2003), el registro fósil de polen y partículas de carbón que se encuentran en sedimentos de lagos o humedales (Clarck y Royall 1996, Whitlock y Aderson 2003), la reconstrucción histórica del clima (Camille *et al.* 2003), el estudio de especies adaptadas al fuego (Hutto *et al.* 2008) y en periodos recientes, las descripciones históricas. La presencia de fuego en Norteamérica es y ha sido muy variable debido a la diversidad de climas, topografía y tipos de vegetación, encontramos ecosistemas sensibles al fuego como el Desierto Sonorense, los bosques en la costa noroeste de los Estados Unidos de América o la tundra alpina en donde el fuego tiene intervalos de tiempo muy largos (>100 años) y, otros ecosistemas más dependientes del fuego como los bosques secos de coníferas o pastizales templados, donde la frecuencia oscila entre los 10 y 100 años (Ewing y Engle 1988, Whelan 1995, Strand *et al.* 2009).

Adaptaciones al fuego

En ecosistemas dependientes del fuego, las plantas han desarrollado mecanismos que les permiten sobrevivir a las altas temperaturas que en ocasiones sobrepasan los 600 °C. Cuando son semillas, algunas quedan protegidas debajo del suelo el cual es un aislante muy efectivo (a pesar de que las temperaturas en la superficie son muy elevadas, a tan sólo unos centímetros debajo de la superficie la temperatura apenas aumenta), algunas se protegen con una gruesa capa protectora o por el mismo fruto que las contiene. En bosques donde el fuego es recurrente, algunas especies de coníferas desarrollaron semillas protegidas en un cono que solamente se abre y libera las semillas cuando se expone a las altas temperaturas de un incendio. Esta adaptación le permite a la plántula establecerse y aprovechar los nutrientes que resultan de la combustión de la

materia vegetal. Cuando son plántulas o individuos jóvenes, son muy vulnerables, por lo que una manera de evitar daños es creciendo rápidamente y desarrollando órganos de crecimiento debajo de la superficie del suelo o cubiertos por un tejido vegetal aislante (cortezas gruesas, rugosas). En algunas gramíneas, los adultos no sufren daños ya que al presentarse el incendio, las estructuras vitales están protegidas bajo tierra. Los individuos que sobreviven a un incendio tienden a generar rápidamente rebrotes y aprovechar los nutrientes disponibles y en algunas especies, las altas temperaturas estimulan el crecimiento de nuevos brotes e incluso la floración y producción de semillas. Sin embargo, y a pesar de estas estrategias, los efectos del fuego pueden variar enormemente, e incluso las especies adaptadas al fuego pueden sufrir graves daños bajo ciertas condiciones de temperatura y tiempo de exposición (Agee 1993, Pyke *et al.* 2010).

Efectos del fuego a corto, mediano y largo plazo.

El fuego tiene efectos muy profundos en las propiedades físico-químicas del suelo que posteriormente tendrán una influencia en las comunidades biológicas. El efecto puede ser a nivel de individuo, población o comunidad y en algunos casos beneficiar a algunas especies y perjudicar a otras (Wright 1974, McPhearson 1995, Anderson 2006, Pyke *et al.* 2010, Limb *et al.* 2011).

Suelo. El efecto inmediato es la eliminación de toda o gran parte de la vegetación en pie y la integración de minerales al suelo. Aunque las altas temperaturas volatilizan la mayor parte de minerales como nitrógeno, fósforo y azufre, muchos otros como calcio, magnesio, potasio y sodio permanecen en el sitio en forma de cenizas que rápidamente se integran al suelo. Este cambio en la disponibilidad de nutrientes aumenta la productividad del sitio, lo que es crucial para muchos ecosistemas en donde

la falta de nutrientes es una limitante para el crecimiento vegetal (McPhearson 1995, Blair 1997, Neary *et al.* 1999, Wan *et al.* 2001, Stubbs y Pyke 2005). Un efecto posterior es una mayor evaporación así como una variación muy alta en la temperatura del suelo, la mayor exposición solar y la falta de la capa vegetal ocasiona que en el día la temperatura aumente hasta 6 °C más que en sitios no quemados, mientras que durante la noche la temperatura baja considerablemente debido a la falta del aislante que representaba la materia vegetal. Si la precipitación durante los meses siguientes del incendio no es favorable, las plantas sobrevivientes que tienen un sistema radical cerca de la superficie, pueden sufrir de un stress hídrico e incluso morir (Mc Phearson 1995).

Flora. Después de un incendio, la flora va a responder a un proceso de sucesión que puede seguir varias direcciones dependiendo de factores como la intensidad y tamaño del disturbio, las condiciones climáticas de los meses siguientes, así como las características anatómicas y fisiológicas de las especies involucradas y finalmente de las estrategias que tengan las plantas sobrevivientes para restablecerse. Si el disturbio afecta un área muy grande y además es tan intenso que elimina todos los organismos así como el banco de semillas, entonces el proceso de sucesión va a comenzar con especies que provengan de afuera e independientemente de las estrategias que tengan para establecerse en el sitio (capacidad de las semillas para dispersarse o propágulos para llegar al lugar), el proceso para que se restablezca la vegetación original va a ser lento. Si el disturbio no es tan intenso pero igualmente cubre una área muy grande, no todos los individuos o las semillas van a ser destruidas por lo que la recuperación va a ser más rápida que en el caso anterior. Por otra parte, si el disturbio es muy intenso pero en un área pequeña, los primeros colonizadores no tardan mucho en ocupar el espacio en donde las condiciones micro climáticas pueden favorecer a las especies que predominan en los alrededores, ocasionando que el proceso de sucesión sea relativamente rápido.

Finalmente, si el disturbio no es intenso y el área es pequeña, las especies dominantes en los alrededores y sobretodo los sobrevivientes van a restablecerse rápidamente. Sin embargo, el establecimiento de las especies originales puede estar condicionado por alguna otra especie oportunista que tome ventaja del sitio (generalmente especies de rápido crecimiento), de esta manera la sucesión puede seguir varias rutas: 1) el establecimiento de ciertas especies (exóticas o invasoras) puede evitar el establecimiento de las especies originales; 2) el establecimiento de algunas especies puede ser una primera etapa que prepare las condiciones necesarias para el establecimiento de las especies originales; 3) el establecimiento de algunas especies puede afectar el desarrollo de las especies originales a mediano y largo plazo. Estas posibles respuestas están determinadas por tres modelos de sucesión: 1) un modelo de inhibición que se da cuando se establece una especie, ya sea dominante o no, e inhibe el crecimiento de cualquier otra especie; 2) un modelo de facilitación en donde las condiciones físico-químicas son aptas solamente para que ciertas especies (sucesión primaria), lo que crea las condiciones adecuadas para el establecimiento de las especies dominantes (sucesión secundaria); y finalmente, 3) el modelo de tolerancia que indica que las especies dominantes se van a establecer con o sin la presencia de otras especies. Estas tres posibles vías van a determinar la estructura y composición a corto, mediano y largo plazo de las áreas impactadas por un incendio (Connell y Slatyer 1977, Ewing y Engle 1988). El fuego favorece las condiciones para que algunas especies no se establezcan, por lo que al suprimir el fuego se puede dar paso a una invasión de especies oportunistas que inhiban el crecimiento de las especies originales, cambiando completamente la composición del ecosistema. Por ejemplo, el establecimiento de especies arbustivas como el mezquite (*Prosopis glandulosa* y *P. velutina*) en los pastizales del suroeste de Estados Unidos de América y noroeste de México, se ha

favorecido por la supresión de fuego (Whight *et al.* 1976, McPherson 1995, Drewa y Havstad 2001, Parmenter 2008, Havstad y James 2010).

Fauna. El efecto sobre la fauna se da de manera indirecta ya que la mayoría de especies (insectos, reptiles, aves y pequeños mamíferos) huyen o se protegen de las altas temperaturas. La calidad de forraje y las nuevas condiciones micro climáticas en los sitios recién quemados, favorece la sobrevivencia de muchos invertebrados, reptiles, aves y mamíferos (Evans 1984, Biondini *et al.* 1999, Engle *et al.* 2008). Aunque el disturbio remueve temporalmente el alimento disponible, a mediano y largo plazo los efectos son positivos cuando aparecen parches con una estructura y composición diferentes (Ewing y Engle 1988, Anderson *et al.* 1989, McPhearson 1995, Joern 2005, Engle *et al.* 2008). La interacción entre las variaciones ambientales, la respuesta de la vegetación y los efectos particulares del disturbio crean un mosaico heterogéneo de microclimas y recursos disponibles que beneficia a muchas especies, proveyéndolas de mejores sitios de anidación, descanso o alimentación (Askins 1997, Kelly *et al.* 2011). Por ejemplo, la relación con los herbívoros ha sido ampliamente documentada, especies como el bisonte americano (*Bison bison*), elk (*Cervus elaphus*), berrendo (*Antilocapra americana*), perritos de la pradera (*Cynomys spp.*) y ganado doméstico (*Bos taurus*), muestran una preferencia temporal hacia áreas recién quemadas atraídas por los rebrotes tiernos y más nutritivos (Coppock y Detling 1986, Shaw y Carter 1990, Vinton *et al.* 1993, Hartnett *et al.* 1996, Coppedge y Shaw 1998).

Alteraciones en el regimen natural del fuego y su efecto en el ecosistema

El fuego y el humano han tenido una estrecha relación por al menos 50,000 años. En un principio el fuego permitió al humano internarse en ambientes más fríos, protegerse de depredadores y consumir alimentos de otra manera, después lo usó como

una herramienta para cazar o facilitar la recolección de frutos (nueces y bellotas) y más tarde fue una de las principales herramientas para cazar y preparar tierras de cultivo (Sauer 1950, Smith *et al.* 2000). Estas actividades alteraron ligeramente el régimen natural de fuego, pero el clima siguió siendo el principal factor que controlaba su frecuencia y tamaño (Trouet *et al.* 2010). No obstante, a partir del siglo XVI el impacto humano aumentó en Norteamérica con el establecimiento de asentamientos europeos y el crecimiento exponencial de la ganadería y agricultura, desde entonces se crearon las primeras políticas dirigidas a la supresión del fuego para proteger los bosques y pastizales. Posteriormente, ante daños graves a infraestructura humana causados por incendios forestales, las políticas relacionadas con la supresión del fuego se hicieron más sólidas y, con ello se causó un desequilibrio en la acumulación de combustibles en los ecosistemas, en ecosistemas como pastizales se eliminaron enormes cantidades de biomasa por el sobrepastoreo por animales domésticos, lo que causó una severa fragmentación en la disponibilidad y continuidad de los combustibles. En otros ecosistemas como bosques y chaparrales, los esfuerzos por suprimir los incendios promovieron una lenta acumulación de combustible que naturalmente eran consumidos por incendios de baja intensidad, lo que provocó que intensos e incontrolables incendios se presentaran con efectos muy destructivos tanto para el hombre como para los ecosistemas no adaptados a estas altas intensidades. Los incendios que en muchas ocasiones causaron daños, aumentaron las percepciones negativas hacia el fuego y las agencias gubernamentales en todo el mundo promovieron activamente políticas dirigidas a la supresión del fuego (Dombeck *et al.* 2004). Por más de 100 años de manejo tradicional (ganadería extensiva, agricultura industrial, extracción forestal, supresión de fuego) alteró el ciclo de nutrientes, disminuyó la productividad del suelo, interrumpió procesos de sucesión y regeneración, contribuyó a la pérdida de diversidad

biológica, favoreció el establecimiento y dispersión de especies exóticas y, en algunos casos contribuyeron al proceso de desertificación en zonas áridas (Agee 1998, Van Auken 2009, Fuhlendorf y Engle 2001).

El uso del fuego como herramienta de restauración

La percepción hacia el fuego cambió durante la segunda mitad del siglo XX cuando el fuego comenzó a ser reconocido como un proceso natural de los ecosistemas; agencias gubernamentales y privadas enfocaron sus esfuerzos y recursos en estudiar el comportamiento y los efectos del fuego, de esta manera se comprendió su uso potencial en los planes de manejo como una herramienta para mejorar la productividad vegetal en beneficio de las actividades productivas (Davies *et al.*, 2009), para manejar fauna silvestre y ecosistemas (Brockway *et al.* 2002, Northcott *et al.* 2008, Pyke *et al.* 2010), para controlar especies invasoras o patógenos (Bebi *et al.* 2003, Stolla *et al.* 2003, DiTomaso *et al.* 1999, 2006, Jenkins 2008, Havstad y James 2010) y para modificar la carga y continuidad de combustibles en bosques con el fin de reducir el tamaño e intensidad de incendios forestales (Keeley *et al.* 1999, Agee *et al.* 2000, Backer *et al.* 2004, Agee y Skinner 2005). De esta manera las agencias encargadas de manejar el fuego se enfrentaron a un dilema: evitar incendios destructivos mediante el manejo de combustibles o promover su uso para recuperar su papel ecológico dentro de los ecosistemas (Dellasala *et al.* 2004).

A pesar de que se ha avanzado mucho en el conocimiento de los efectos del fuego en los ecosistemas, aún quedan muchos huecos en la comprensión de sus verdaderos efectos. Por lo anterior el uso de fuego ha sido un tema controvertido ya que, por un lado se desconoce con exactitud la frecuencia e intensidad histórica de los incendios, además el cambio tan drástico que han causado las actividades humanas en la estructura

y composición de los ecosistemas hace, prácticamente imposible recrear las condiciones naturales que se tenían hace cientos de años. El uso de fuego con las condiciones actuales puede traer consigo efectos negativos para el ecosistema (Reed *et al.* 2006, Bowman *et al.* 2009, Pyke *et al.* 2010), por ejemplo, gran parte de los bosques y pastizales en Norteamérica se encuentran bajo algún régimen de manejo, ya sea desde un cultivo intensivo de especies exóticas hasta un manejo extensivo para uso ganadero, lo que ha cambiado la estructura y composición vegetal (Loucks *et al.* 1985, Brown *et al.* 2004, Davies *et al.* 2009, Strand *et al.* 2009, Turner 2010, Trouet *et al.* 2010).

El futuro del fuego en Norteamérica

El comprender la relación entre los combustibles y el comportamiento del fuego ante todos los posibles escenarios climáticos y biológicos de una región, nos permitirá diseñar mejores estrategias de manejo que mantengan a largo plazo la continuidad de los ecosistemas (Miller 2003, Kauffman 2004, Kelly *et al.* 2011, Mori 2011). El manejo y conservación a largo plazo de los ecosistemas requiere de un amplio entendimiento de los patrones y procesos que han determinado la estructura y composición de los mismos así como del efecto humano y cambio climático (Loucks *et al.* 1985, Ewing y Engle 1988, Briggs *et al.* 1994, Turner y Dale 1998, Keeley y Fortheringham 2003, Morgan *et al.* 2003, McKenzie *et al.* 2004, Engle *et al.* 2008, Hutto *et al.* 2008). En conclusión, el fuego es un fenómeno natural que seguirá presente mientras exista combustible y fuentes naturales de ignición. En un paisaje dominado por el humano, el humano debe aprender a convivir con el fuego, es necesario que las políticas de manejo se basen en datos científicos sólidos para establecer mejores estrategias de manejo de los ecosistemas y políticas que integren las necesidades ecológicas y sociales enfocadas en restaurar y conservar la buena salud de los ecosistemas a largo plazo. Es indispensable

cambiar el paradigma de manejo del fuego, fomentar la participación social, institucional y gubernamental para diseñar, difundir y aplicar mejores prácticas de manejo, que incluyan la conservación de los procesos ecológicos de los que dependen los ecosistemas, con el objetivo de mantener los servicios ambientales a largo plazo.

Literatura citada

- Agee J.K. 1998. The landscape ecology of western forest fire regimes. *Northwest Science* 72: 24-34.
- Agee J.K., Bahro B., Finney M.A, Omi P.N, Sapsis D.B., Skinner C.N, van Wagendonk J.W. y Weatherspoon C.P. 2000. The use of shaded fuelbreaks in landscape fire management. *Forest Ecology and Management* 127: 55-66.
- Agee J.K. y Skinner C.N. 2005. Basic principles of forest fuel reduction treatments. *Forest Ecology and Management* 211: 83-96.
- Anderson R.C., Leahy T. y Dhillion S.S. 1989. Numbers and Biomass of Selected Insect Groups on Burned and Unburned Sand Prairie. *American Midland Naturalist* 122: 151-62.
- Allen M.S. y Palmer M.W. 2011. Fire history of a prairie/forest boundary: more than 250 years of frequent fire in a North American tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science* 22: 436-44.
- Askins R.A., Ramirez F.C, Dale B.C., Haas C.A., Heckert J.R., Knopf F.L. y Vickery P.D. 2007. Conservation of grassland birds in North America: understanding ecological processes in different regions. Report of the AOU Committee on Conservation. *Ornithological Monographs*. Publicación 64.
- Backer D.M., Jensen S.E. y McPherson G.R. 2004. Impacts of Fire-Suppression Activities on Natural Communities. *Conservation Biology* 18: 937-46.
- Baker W.L. 2003. Fires and Climate in forested landscapes of the U.S. Rocky Mountains. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer, USA.
- Basain C.H. y Swetnam T.V. 1990. Fire History on a Desert Mountain Range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, USA. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1559-69.
- Bebi P., Kulakowski D. y Veblen T.T. 2003. Interactions between fire and spruce beetles in a subalpine Rocky Mountain forest landscape. *Ecology* 84: 362-71.
- Bessie W.C. y Johnson E.A. 1995. The Relative Importance of Fuels and Weather on Fire Behavior in Subalpine Forests. *Ecology* 76: 747-62
- Biondini M.E., Steuter A.A y Hamilton R.G. 1999. Bison Use of Fire-Managed Remnant Prairies. *Journal of Range Management* 52: 454-61.

- Blair J.M. 1997. Fire, N availability, and plant response in grasslands: a test of the transient maxima hypothesis. *Ecology* 78: 2359-68.
- Bowman D.M.J.S., Balch J.K., Artaxo P., Bond W.J, Carlson J.M, Cochrane M.A., *et al.* 2006. Fire in the Earth System. *Science* 324: 481-84.
- Branscomb B.L. 1958. Shrub Invasion of Southern New Mexico Desert Grassland. *Journal of Range Management* 11: 129-32.
- Brawn J.D., Robinson S.K. y Thompson III F.R. 2001. The Role of Disturbance in the Ecology and Conservation of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 251-276.
- Brockway D.G., Gatewood R.G. y Paris R.B. 2002. Restoring fire as an ecological process in shortgrass prairie ecosystems: initial effects of prescribed burning during the dormant and growing seasons. *Journal of Arid Enviroments* 65: 135-152.
- Brown R.T., Agee J.K. y Franklin J.F. 2004. Forest Restoration and Fire: Principles in the Context of Place. *Conservation Biology* 18: 903–912.
- Brunelle A., Minckley T.A., Blissett S., Cobabe S.K. y Guzman B.L. 2010. A ~8000 year fire history from Arizona/Sonora borderland cienega. *Journal of Arid Enviroments* 74: 475-481.
- Clark J.S. y Royall P.D. 1996. Local and Regional Sediment Charcoal Evidence for Fire Regimes in Presettlement North-Eastern North America. *Journal of Ecology* 84: 365-382.
- Connell J.H. y Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Coppedge B.R. y Shaw J.H. 1998. Bison Grazing Patterns on Seasonally Burned Tallgrass Prairie. *Journal of Range Management* 51: 258-264
- Coppock D.L. y Detling J.K. 1986. Alteration of bison and black-tailed prairie dog grazing interaction by prescribed burning. *Journal of Wildlife Management* 50: 452-455.
- Davies K.W., Svejcar T.J. y Bates J.D. 2009. Interaction of historical and nonhistorical disturbances maintains native plant communities. *Ecological Applications* 19: 1536–1545.
- Dellasala D.A., Williams J.E., Williams C.D. y Franklin J.F. 2004. Beyond Smoke and Mirrors: a Synthesis of Fire Policy and Science. *Conservation Biology* 18: 976–986.
- DiTomaso J.M., Kyser G.B. y Hastings M.S. 1999. Prescribed burning for control of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) and enhanced native plant diversity. *Weed Science* 47: 233–242.
- DiTomaso J.M., Brooks M.L., Allen E.B., Minnich R., Rice P.M. y Kyser G.B. 2006. Control of invasive weeds with prescribed burning. *Weed Technology* 20: 535–548.
- Dombeck M.P., Williams J.E y Wood C.A. 2004. Wildfire policy and public lands: Integrating Scientific Understanding with social concerns across landscapes. *Conservation Biology* 18: 883-889.

- Drewa P.B. y Havstad K.M. 2001. Effects of fire, grazing, and the presence of shrubs on Chihuahuan desert grasslands. *Journal of Arid Environments* 48: 429–443.
- Engle D.M., Fuhlendorf S.D., Roper A. y Leslie D.M. 2008. Invertebrate Community Response to a Shifting Mosaic of Habitat. *Rangeland Ecology and Management* 61: 55–62.
- Evans E.W. 1984. Fire as a Natural Disturbance to Grasshopper Assemblages of Tallgrass Prairie. *Oikos* 43: 9-16.
- Fuhlendorf S.D. y Engle D.M. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience* 51: 625-632.
- Fuhlendorf S.D. y Engle D.M. 2004. Application of the fire–grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology* 41: 604–614.
- Ewing A.L. y Engle D.M. 1988. Effects of Late Summer Fire on Tallgrass Prairie Microclimate and Community Composition. *American Midland Naturalist* 120: 212-223.
- Hartnett D.C., Hickman K.R. y Fisher-Walter L.E. 1996. Effects of bison grazing, fire and topography on floristic diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 49: 413-420.
- Havstad K.M. y James D. 2010. Prescribed burning to affect a state transition in a shrub-encroached desert grassland. *Journal of Arid Enviroments* 74: 1324-1328.
- Heyerdahl E.K. y Alvarado E. 2003. Influence of climate and land use on historical surface fires in Pine-Oak Forests, Sierra Madre Occidental, Mexico. En: Veblen T.T, Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Hutto R.L., Conway C.J., Saab V.A. y Walters J.R. 2008. What Constitutes a Natural Fire Regime? Insight from the Ecology and Distribution of Coniferous Forest Birds in North America. *Fire Ecology* 4: 115-132.
- Jenkins M.J., Hebertson E., Page W.G. y Jorgensen C.A. 2008. Bark beetles, fuels, fires and implications for forest management in the Intermountain West. *Forest Ecology and Management* 254: 16-34.
- Joern A. 2005. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology* 86: 861–873.
- Kauffman J.B. 2004. Death Rides the Forest: Perceptions of Fire, Land Use, and Ecological Restoration of Western Forests. *Conservation Biology* 18: 878–882.
- Kelly L.T., Nimmo D.G., Spence-Bailey L.M., Haslem A., Watson S.J., Clarke M.F. y Bennett A.F. 2011. Influence of fire history on small mammal distributions: insights from a 100-year post-fire chronosequence. *Diversity and Distributions* 17: 462–473.
- Keeley J.E., Fortheringham C.J. y Morais M. 1999. Reexamining fire suppression impacts on Brushland Fire regimes. *Science* 284: 1829-1832.
- Keeley J.E. y Fortheringham C.J. 2003. Impact of past, present, and future fire regimes on North American Mediterranean Shrublands. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.

- Knapp A.K., Blair J.M., Briggs J.M., Collins S.L, Hartnett D.C., Johnson L.C. y Towne E.G. 1999. The Keystone Role of Bison in North American Tallgrass Prairie. *BioScience* 49: 39-50.
- Limb R.F., Fuhlendorf S.D., Engle D.M y Kerby J.D. 2011. Growing-Season Disturbance in Tallgrass Prairie: Evaluating Fire and Grazing on *Schizachyrium scoparium*. *Rangeland Ecology and Management* 64: 28-36.
- Littell J.S., McKenzie D., Peterson D.L. y Westerling A.L. 2009. Climate and wildfire area burned in western U.S. ecoprovinces, 1916–2003. *Ecological Applications* 19: 1003–1021.
- Loucks O.L., Plumb-Mentjes M.L. y D. Rogers. 1985. Gap Processes and Large-Scale Disturbances in Sand Prairies. En: White P.S. y Pickett S.T. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patchy Dynamics*. Academic Press. USA.
- McHugh C.W., Kolb T.E y Wilson J.L. 2003. Bark Beetle Attacks on Ponderosa Pine Following Fire in Northern Arizona. *Environmental Entomology* 32: 510-522.
- McKenzie D., Gedalof Z., Peterson D.L. y P. Mote. 2004. Climatic Change, Wildfire, and Conservation. *Conservation Biology* 18: 890–902.
- McNaughton S.J. 1984. Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist* 124: 863-886.
- McPhearson G. 2005. The role of fire in desert grassland. En: McClaran M.P. y Van Devender T.R. (eds). *The dessert grassland*. The University of Arizona Press. USA.
- McPhearson G.R. 2006. Fire ecology and management in grasslands of the American Southwest. *USDA Forest Service Proceedings RMRS* 40: 26-30.
- Miller C. 2003. Simulation of effects of Climate Change on fire régimes. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Morgan P., Heyerdahl E.K. y C.E. Gibson. 2008. Multi-season climate synchronized forest fires throughout the 20th century, Northern Rockies, USA. *Ecology* 89: 717–728.
- Morgan P., Defossé G.E. y N.F. Rodríguez. 2003. Management implications of fire and Climate changes in the Western Americas. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Mori A.S. 2011. Ecosystem management based on natural disturbances: hierarchical context and non-equilibrium paradigm. *Journal of Applied Ecology* 48: 280–292.
- Neary D.G., Klopatek C.C., DeBano L.F. y Ffolliott P.F. 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management* 122: 51–71.
- Northcott J., Andersen M.C., Roemer G.W., Fredrickson E., DeMers M., Truett J. y Ford P.L. 2008. Spatial Analysis of Effects of Mowing and Burning on Colony Expansion in Reintroduced Black-Tailed Prairie Dog (*Cynomys ludovicianus*). *Restoration Ecology* 16: 495-502.

- Parmenter R.R. 2008. Long-Term Effects of a Summer Fire on Desert Grassland Plant Demographics in New Mexico. *Rangeland Ecology and Management* 61: 156–168.
- Pearson S.M., Turner M.G, Wallace L.L y Romme W.H. 1995. Winter habitat use by large ungulates following fire in northern Yellowstone National Park. *Ecological Applications* 5: 744-755.
- Pyke D.A., Brooks M.L. y Antonio C.D. 2010. Fire as a Restoration Tool: A Decision Framework for Predicting the Control or Enhancement of Plants Using Fire. *Restoration Ecology* 18: 274–284.
- Pyne S.J. 2004. Pyromancy: Reading Stories in the Flames. *Conservation Biology*, 18: 874–877.
- Reed F.N., Franklin J.F., Baker W.L., Schoennagel T. y Moyle P.B. 2006. Managing fire-prone forests in the western United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 481–487.
- Savage C. 1949. *Prairie, a natural history*. David Suzuki foundation & Graytone books.
- Schoennagel T., Smithwick E.A. y M.G. Turner. 2008. Landscape heterogeneity following large fires: insights from Yellowstone National Park, USA. *International Journal of Wildland Fire* 17: 742–753.
- Shaw J.H. y Carter T.S. 1990. Bison Movements in Relation to Fire and Seasonality. *Wildlife Society Bulletin* 18: 426-430.
- Smith J.K., Lyon L.J., Huff M.H., Hooper R.G., Telfer, E.S. y Schreiner D.S. 2000. Wildland fire in ecosystems. Effects of fire on fauna. [General Technical Report - Rocky Mountain Research Station, USDA Forest Service](#) No. RMRS-GTR.
- Smucker K.M., Hutto R.L. y Steele B.M. 2005. Changes in bird abundance after wildfire: importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications* 15: 1535–1549.
- Stolle F., Chomitz K.M., Lambin E.F. y Tomich T.P. 2003. Land use and vegetation fires in Jambi Province, Sumatra, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 179: 277–292.
- Strand E.K., Vierling L.A. y Bunting C.S. 2009. A spatially explicit model to predict future landscape composition of aspen woodlands under various management scenarios. *Ecological modelling* 220: 175–191
- Stubbs M.M. y Pyke D.A. 2005. Available nitrogen: a time-based study of manipulated resource islands. *Plant and Soil* 270: 123–133.
- Swetnam T.W. y Baisan C.H. 2003. Tree-ring reconstructions of fire and climate history in Sierra Nevada and Southwestern United States. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Trouet V., Taylor A.H., Wahl E.R., Skinner C.N. y Stephens S.L. 2010. Fire-climate interactions in the American West since 1400 CE. *Geophysical Research Letters* 37: 1-5.
- Turner, M.G., y V.H. Dale. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems* 1: 493-496.

- Turner, M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833–2849.
- Vinton M.A., Hartnett D.C., Finck E.J. y Briggs J.M. 1993. Interactive Effects of Fire, Bison (*Bison bison*) Grazing and Plant Community Composition in Tallgrass Prairie. *American Midland Naturalist* 129: 10-18.
- Yocom L.L., Fule P.Z., Brown P.M., Cerano J., Villanueva-Diaz J., Falk D.A. y Cornejo-Oviedo E. 2010. El Niño-Southern Oscillation effect on a fire regime in northeastern Mexico has changed over time. *Ecology* 91: 1660-1672.
- Wan S., Hui D. y Luo Y. 2001. Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Ecological Applications* 11: 1349–1365.
- Weins J.A. 1985. Vertebrate Response to Environmental Patchiness in Arid and Semiarid Ecosystems. En: White P.S. y Pickett S.T. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patchy Dynamics*. Academic Press. USA.
- Westerling A.L. y Swetnam T.W. 2003. Interannual to Decadal Drought and Wildfire in the Western United States. *EOS* 84: 545-560.
- White P.S. y Pickett S.T. 1985. Editores. *Natural disturbance and patchy dynamics: An Introduction*. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patchy Dynamics*. Academic Press. USA.
- Whelan R. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press.
- Whitlock C. y Anderson R.S. 2003. Fire history reconstruction based on sediment records from lakes and wetlands. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Wilgers D.J. y Horne E.A. 2006. Effects of Different Burn Regimes on Tallgrass Prairie Herpetofaunal Species Diversity and Community Composition in the Flint Hills, Kansas. *Journal of Herpetology* 40: 73-84.
- Wright H.A. 1974. Effect of Fire on Southern Mixed Prairie Grasses. *Journal of Range Management* 27: 417-419.
- Wright H.A., Bunting S.C. y Neuenschwander L.F. 1976. Effect of Fire on Honey Mesquite. *Journal of Range Management* 29: 467-471.

CAPÍTULO II

El papel ecológico de los herbívoros vertebrados en pastizales y desiertos.

Introducción

La herbivoría es un proceso fundamental en los ecosistemas capaz de modificar los recursos y sustratos disponibles, así como de cambiar la estructura y composición del ecosistema, comunidad o población donde se presenta (White y Pickett 1985). Particularmente, los pastizales y desiertos han evolucionado con una fuerte y constante presión de herbivoría sobre la vegetación dominante: algunos pastizales y sabanas en África, Norteamérica y Eurasia han sido el hábitat de las mayores concentraciones de herbívoros del planeta, mientras que sitios como el Desierto Chihuahuense, las llanuras Tíbetanas o las planicies sudamericanas han mantenido comunidades particulares de roedores (Agustine y McNaughton 2006, Anderson 2006, Bagchi *et al.* 2006, Delibes-Mateos *et al.* 2011). La herbivoría ha interactuado por millones de años con otros disturbios naturales como incendios, sequías e inundaciones que en su conjunto han promovido la heterogeneidad espacial y temporal que caracteriza a los desiertos y los pastizales que conocemos actualmente (Collins y Barber 1986, Milchunas *et al.* 1989, Hartnett *et al.* 1996, Hartnett y Fay 1998, Johnson y Matchett 2001, Collins y Smith 2006, Holdo *et al.* 2009).

El efecto de los herbívoros es crucial en la dinámica de las comunidades vegetales, el cual va más allá del simple hecho de sólo comer plantas. Mediante sus hábitos de alimentación o las alteraciones en su entorno, los herbívoros regulan directa e indirectamente la abundancia y diversidad de las plantas, la producción primaria neta y el contenido nutricional de las comunidades vegetales (Skarpe 1991, Parmenter y Van Devender 1995, Turner y Dale 1998, Whitford y Kay 1999). En una escala mayor sus efectos promueven un mosaico espacial y temporalmente muy dinámico que es fundamental para los procesos que mantienen la dinámica del ecosistema (Hartnett y Fay 1998, Collins *et al.* 1998). Sin embargo, la magnitud y dirección de sus efectos

varía significativamente dependiendo la especie involucrada, las condiciones ambientales y la fertilidad del sitio donde se presenta el disturbio (Agustine y McNaughton 2006, Olf y Ritchie 1998).

Efectos de los herbívoros en la diversidad vegetal

Los herbívoros pueden regular directa e indirectamente la composición y estructura de las comunidades vegetales principalmente por medio de tres mecanismos: 1) al alterar las capacidades competitivas entre las plantas; 2) al regular las tasas de colonización y extinción de las especies; y 3) por fomentar una heterogeneidad espacial.

Alterar las capacidades competitivas entre las plantas es uno de los efectos más fuertes que tienen los herbívoros en la diversidad de las comunidades vegetales. A través de la depredación de semillas, plántulas o adultos, los herbívoros regulan la abundancia y vigor competitivo de las especies que consumen, alterando el equilibrio entre las especies y permitiendo que especies menos competitivas se establezcan (Hartnett y Fay 1998, Crawley 1983, Archer *et al.* 1987, Jutila y Grace 2002, Bakker y Olf 2003, Frank 2005, Roth *et al.* 2007). La diversidad biológica de un sitio está determinada por el balance que hay entre las tasas de colonización y extinción de las especies (McArthur y Wilson 1967). Los herbívoros pueden aumentar la tasa de colonización de muchas especies favoreciendo su dispersión, germinación y establecimiento, o promover la extinción local de otras cuando la presión de la herbivoría es severa o por periodos prolongados (Parmenter y Van Devender 1995 Olf y Ritchie 1998, Brown y Heske 1990, Huntly 1991, Glenn y Collins 1992, Branch *et al.* 1999). Generalmente, la vegetación luce como un mosaico de especies dominantes o “núcleo” que están ampliamente distribuidas, temporalmente estables, y un segundo

grupo de especies subordinadas o “satélite” que son menos abundantes, temporalmente más dinámicas e impredecibles (Knapp *et al.* 1998). Las actividades de los herbívoros promueven la heterogeneidad espacial de estos grupos mediante alteraciones que cambian las condiciones locales como la incidencia de luz, disponibilidad de agua y nutrientes que favorece el establecimiento de múltiples especies, e incrementando la diversidad biológica (Knapp *et al.* 1998, Fuhlendorf y Engle 2001, Hobbs 1996).

Efecto de los hábitos de alimentación de los herbívoros en la estructura y composición vegetal

Los herbívoros se alimentan de semillas, plántulas o adultos dependiendo de la temporada, la disponibilidad y la calidad del alimento, el impacto que tengan en cada estadio de vida va a tener efectos diferentes en la tasa de extinción y de colonización, así como en el vigor de la especie involucrada (Crawley 1983). Las semillas tienen un papel muy importante en la distribución y abundancia de las especies y los herbívoros tienen un efecto significativo al consumirlas e incidir directamente en la composición del banco de semillas, el efecto es mayor especialmente en sitios áridos donde las semillas representan una fuente importante de alimento (Batzli y Pitelka 1970, Inouye *et al.* 1980, Maron y Crone 2006). Por ejemplo, algunos roedores como la rata canguro (*Dipodomys* spp.) y los ratones de abazones (*Chaetodipus penicillatus*, *C. hispidus* y *Perognathus flavus*) son consumidores importantes de semillas en los pastizales y desiertos de Norteamérica (Heske *et al.* 1993, Edwards y Crawley 1999). Las aves granívoras también tienen efectos determinantes en la abundancia y distribución de las especies vegetales al consumir una gran cantidad de semillas, particularmente en invierno cuando los insectos son escasos (Pulliam y Brand 1975, Brown *et al.* 1979, Guo *et al.* 1995).

La dispersión de semillas es otro proceso en el que los herbívoros tienen un impacto significativo; mediante este mecanismo, las plantas reducen la competencia con el progenitor y con semillas de la misma cohorte al ser transportadas a sitios mejores con condiciones para su germinación (Edwards y Crawley 1999, Brown *et al.* 1979, Gutterman 1993, Whitford 2002). Los herbívoros pueden dispersar semillas de dos maneras y con esto aumentar la tasa de colonización de muchas especies o colocarlas en sitios con poca competencia; las semillas de algunas especies se adhieren a la piel de algunos vertebrados por medio de ganchos, mientras que otras son consumidas intencional o accidentalmente por los herbívoros mientras se alimentan. Aunque pueden sufrir daños al pasar por el tracto digestivo, la mayoría de las semillas sobrevive e incluso pueden aumentar sus probabilidades de germinar debido al proceso de escarificación por el que pasan (Delibes-Mateos *et al.* 2011, Bakker y Olf 2003). Generalmente, los grandes ungulados tienen un mayor efecto en la dispersión debido a que consumen grandes cantidades de semillas y además se mueven distancias mayores en comparación con pequeños herbívoros (Collins y Uno 1985, Brown y Arche 1989); sin embargo, herbívoros como la rata canguro o los ratones de abazones también pueden dispersar localmente semillas e incrementar su posibilidad de germinación al colocarlas en sitios más óptimos creados por ellos mismos (Duval *et al.* 2005).

Una vez que la semilla logra germinar, la plántula representa un periodo crítico en el ciclo de vida de la planta; a pesar de que las condiciones en los pastizales y desiertos varían mucho, el éxito de su establecimiento depende de las mismas condiciones que en la mayoría de ecosistemas: una temperatura adecuada, disponibilidad de agua, luz, nutrientes, concentraciones óptimas de oxígeno y un suelo adecuado (tamaño de partículas, compactación, aireación y pH) (Crawley 1983). Los herbívoros pueden regular la abundancia de las plántulas al consumirlas, por lo que la

tasa de extinción de la especie puede aumentar si la mayor parte de la población es consumida. Por ejemplo, herbívoros como los perritos de la pradera (*Cynomys* spp.), tuzas (ej. *Geomys* spp., *Thomomys* spp.), conejos (*Sylvilagus* spp.), liebres (*Lepus* spp.), vizcachas (*Lagidium* spp.) o marmotas (*Marmota* spp.) pueden destruir o consumir gran cantidad de plántulas de algunas especies (Weltzin *et al.* 1997, Edwards y Crawley 1999, Maron y Crone 2006, Van Staalduien y Werger 2007, Dulamsuren *et al.* 2008). Pero por otro lado, estos mismos herbívoros pueden promover el establecimiento de algunas especies a través de la creación de sitios con condiciones óptimas con una mayor disponibilidad de nutrientes o menos competencia (Hartnett y Fay 1998, Bakker y Olf 2003, Brown y Heske 1990).

Las plantas que lograron sobrevivir hasta una etapa adulta, generalmente tienen una mayor protección contra los herbívoros al presentar cortezas más duras, protegidas con toxinas o espinas, o porque sus órganos de crecimiento están fuera del alcance de sus depredadores; sin embargo, los herbívoros pueden tener efectos significativos en el crecimiento, reproducción y supervivencia de algunas especies (Maron y Crone 2006, Weltzin *et al.* 1997). Por ejemplo, en los pastizales altos de Norteamérica las actividades del bison americano (*Bison bison*) contribuyen a la mortalidad de plantas leñosas (Hartnett y Fay 1998), de igual manera en África los elefantes pueden transformar los matorrales en sabanas abiertas, dañando y matando muchos árboles adultos (Owen-Smith 1987, Shannon *et al.* 2008). Las liebres y perritos de la pradera en el Desierto Chihuahuense, pueden reducir la abundancia y supervivencia de especies como el mezquite (*Prosopis glandulosa*), la gobernadora (*Larrea tridentata*) y la hojásén (*Flourenzia* sp.) (Martínez y López-Portillo 2003, Roth *et al.* 2007, Roth *et al.* 2009). La herbivoría ejercida por organismos del género *Microtus*, conocidos como *metoritos*, también puede reducir significativamente la tasa de reproducción de ciertas

especies, lo que a largo plazo tiene efectos en la composición de la comunidad vegetal. La supervivencia de la planta va a estar determinada por la intensidad con la que la planta es atacada y la parte que es dañada, algunas especies pueden morir por el efecto repetitivo de la herbivoría o por el daño de sus órganos de crecimiento, pero otras pueden recuperarse y producir nuevos brotes en los siguientes años (Sullivan y Howe 2011).

Alteraciones en el hábitat causadas por los herbívoros

Los herbívoros tienen una influencia indirecta en la estructura y composición de las comunidades vegetales al alterar las características del suelo, las cuales pueden ser causadas tanto por pequeños roedores (<5kg) como por grandes herbívoros (>5kg) (Whitford y Kay 1999, Huntly 1991, Coppock *et al.* 1983a). Por ejemplo, los revolcaderos de bisontes (Collins y Barber 1986, Knapp *et al.* 1998, Knapp *et al.* 1999), las madrigueras de perrito de la pradera (Coppock *et al.* 1983b, Archer *et al.* 1987, Hoogland 1995, Davidson y Lightfoot 2006, Gallie y Drickman 2008), las madrigueras de rata canguro (Parmenter y Van Devender 1995, Brown y Heske 1990, Heske *et al.* 1993, Duval *et al.* 2005, Andersen y Kay 1999), las madrigueras de pikas y vizcachas (Bagchi *et al.* 2006, Branch *et al.* 1999), los montículos de tuzas y marmotas (Van Staalduijn y Werger 2007, Gallie y Drickman 2008, Huntly y Inouye 1988, Reichman y Seabloom 2002, Yoshihara *et al.* 2010) y los rascaderos de conejos o liebres (Delibes-Mateos *et al.* 2011), promueven condiciones particulares en cuanto a la disposición de humedad, nutrientes y características físicas del suelo (Whitford y Kay 1999, Brown y Heske 1990, Davidson y Lightfoot 2006, Huntly y Inouye 1988, Ceballos *et al.* 1999, Questad y Foster 2007). Estas perturbaciones crean micrositios con un mayor contenido de nutrientes y una menor competencia, favoreciendo la germinación y establecimiento

de especies que no vivirían en sitios que no han sido perturbados (Huntly y Inouye 1988, Alkon 1999, Martin 2002).

Las madrigueras de algunos roedores remueven toneladas de tierra, lo que redistribuye una gran cantidad de nutrientes como nitrógeno, fósforo, calcio, potasio, magnesio, cobre y hierro, entre otros. Estos nutrientes que son absorbidos más fácilmente por las plantas, incrementan su valor nutricional y vigor competitivo. Las madrigueras también permiten que más oxígeno y agua lleguen a partes más profundas del suelo, permitiendo así que las raíces reciban más humedad durante la temporada de lluvias (Davidson y Lightfoot 2008, Delibes-Mateos *et al.* 2011). La creación de estos parches aumenta la heterogeneidad local y regional y permite el establecimiento de una mayor cantidad de especies (Reichman y Seabloom 2002, Bakker y Olf 2003). Dependiendo el tamaño de la perturbación, los efectos en el suelo o la vegetación pueden durar desde un par de años hasta decenas de décadas (Whitford y Kay 1999).

Los vertebrados también contribuyen a la redistribución de nutrientes mediante las heces, orina y los cadáveres (McNaughton *et al.* 1988, Day y Detling 1990); cuando las plantas son consumidas, los nutrientes contenidos en sus hojas, flores o frutos son trasladados de la planta a la superficie del suelo a través de las heces y la orina. Los sitios donde se depositan estos nutrientes (principalmente nitrógeno), crean islas de fertilidad que benefician a las plantas que están cerca, al aumentar su vigor competitivo (Jaramillo y Detling 1992, Steinauer y Collins 1995, Bakker *et al.* 2003). De esta manera los herbívoros no sólo responden a las variaciones en los nutrientes del suelo y la productividad del forraje, sino que también tienen un efecto importante en la distribución a largo plazo de los nutrientes presentes en el suelo (Knapp *et al.* 1998, Fahnestock y Detling 2002, Agustine *et al.* 2003, Agustine y McNaughton 2006.). Los cadáveres también constituyen un elemento importante en el reciclaje de nutrientes,

especialmente en sitios con grandes concentraciones de individuos como bisontes, cebras (*Equus spp.*) y ñus (*Connochaetes taurinus*), durante la descomposición, nutrientes como el nitrógeno, el potasio, el sodio y el azufre son aprovechados por microorganismos y plantas (Knapp *et al.* 1999, Freilich *et al.* 2003).

Heterogeneidad temporal creada por los herbívoros

La herbivoría no sólo promueve una heterogeneidad espacial, sino que también lo hace a una escala temporal. A nivel espacial crea una matriz de parches con diferentes condiciones, algunos donde todas las plantas fueron dañadas severamente, otros donde sobrevive una parte de la población y algunos otros donde no hubo daños significativos en los individuos. A escala temporal cada parche va a responder a un proceso de sucesión que puede seguir varias direcciones dependiendo de la intensidad y tamaño del disturbio, las condiciones ambientales posteriores, la fertilidad del suelo, la historia de vida, así como las características anatómicas y fisiológicas de las especies involucradas y sus estrategias para restablecerse. Si el disturbio afecta un área muy grande y además es tan intenso que elimina a las especies dominantes (como el caso del sobrepastoreo, que abordaré más adelante), entonces el proceso de sucesión va a comenzar con especies que están en el banco de semillas y las que provengan de afuera del sitio del disturbio e independientemente de las estrategias que tengan para restablecerse (capacidad de las semillas o propágulos para dispersarse), en este caso el proceso para que se reestablezca la vegetación original será lento. Si el disturbio no es intenso pero cubre una área muy grande (como ocurre con el efecto que tienen los ungulados silvestres), no todas las plantas son dañadas, por lo que la recuperación será más rápida que en el caso anterior. Si el disturbio es muy intenso pero en un área pequeña (como el caso de madrigueras, montículos o revolcaderos), los primeros

colonizadores no tardan mucho en ocupar el espacio en donde las condiciones microclimáticas pueden favorecer a las especies que predominan en los alrededores, ocasionando que el proceso de sucesión sea relativamente rápido. Finalmente, si el disturbio no es intenso y el área es pequeña, como las islas de fertilidad creadas por la deposición de heces, orina o cadáveres), las especies dominantes en los alrededores van a restablecerse rápidamente (Connell y Slatyer 1977). Este efecto es más evidente en sitios donde se presentan ciclos estacionales muy marcados que influyen en la disponibilidad y calidad de los alimentos. Por ejemplo, las grandes manadas de ñus que migran a través de las llanuras del Serengeti y los millones de bisontes que alguna vez habitaban las planicies de Norteamérica, se movían de uno hasta miles de kilómetros de manera oportunista, siguiendo el crecimiento de la vegetación conforme avanzaba la temporada de lluvias y promoviendo la creación de un mosaico muy dinámico el cual ha sido considerado como un mecanismo clave para el mantenimiento de la dinámica en los pastizales (McNaughton *et al.* 1988, Frank y McNaughton 1992, Frank *et al.* 1998).

Respuesta de la planta a la herbivoría, fertilidad del suelo y condiciones ambientales.

Cuando los herbívoros tienen un efecto sobre las plantas, éstas tienen una respuesta fisiológica para reponer la biomasa consumida. La respuesta dependerá en gran medida de la edad de la planta cuando es dañada, la intensidad y periodicidad con la que es consumida, pero adicionalmente, dependerá considerablemente de la fertilidad y las condiciones ambientales de cada sitio (Olf y Ritchie 1998, de Val y Crawley 2005). El tiempo (relativo con el estadio de la planta) en el que ocurre la herbivoría, es un factor crítico para que la planta pueda recuperarse, si el daño ocurre en una etapa temprana de la planta, la herbivoría puede estimular el crecimiento de nuevos brotes y no tener efectos negativos en la reproducción de la planta, de igual manera que si el

daño ocurre después de que la planta ha pasado su ciclo reproductivo. Sin embargo, si el daño ocurre en el momento en que la planta está produciendo sus órganos reproductivos, y además de una manera muy intensa que afecte a gran parte de los individuos de una población, los efectos serán negativos ya que puede aumentar la tasa de extinción (Vinton y Hartnett 1992, Huntly 1991).

En cuanto a la intensidad, si el pastoreo es muy intenso y crónico, la tasa de mortalidad puede aumentar por la defoliación repetitiva que eventualmente agota las reservas almacenadas en las raíces (Maron y Crone 2006, Roth *et al.* 2009, Coppock *et al.* 1983b). La defoliación también tiene un impacto en la raíz que se expresa de dos maneras: cuando ocurre la defoliación los nutrientes almacenados en las raíces, principalmente carbohidratos, se utilizan para recuperar el área foliar consumida. La reducción en el área foliar también reduce la respiración de la raíz, por lo que si la intensidad del disturbio es muy alta la planta tiene altas probabilidades de morir sin importar las condiciones ambientales y disposición de nutrientes (Milchunas *et al.* 1989, Crawley 1983, Branch *et al.* 1999, Agnew *et al.* 1986, Cid *et al.* 1991, Detling 1998).

Los efectos de la herbivoría sobre la producción primaria neta (PPN) pueden ser positivos o negativos en función de la disponibilidad de nutrientes en el sitio (Cid *et al.* 1991, Agustine y McNaughton 2006); de esta manera, la fertilidad de cada sitio es crucial en la respuesta de la planta ante la herbivoría. En sitios poco productivos como pastizales y desiertos áridos, los herbívoros generalmente tienen un impacto negativo en la PPN porque las plantas no tienen suficientes recursos para reponerse del daño, pero por el contrario, el efecto puede ser positivo en sitios productivos o en periodos con alta precipitación (Leriche *et al.* 2003, Frank 2005, Bakker *et al.* 2006, Burns *et al.* 2009). Por ejemplo, en los pastizales tropicales y templados de África y Norteamérica, los ungulados pueden consumir entre 40 y 65 % de la producción primaria neta, mientras

que en las sabanas de la India puede ser hasta del 90 % y recuperarse en la siguiente temporada de crecimiento sin tener efectos negativos, pero además ser mayor en comparación con sitios que no presentan algún tipo de herbivoría (McNaughton 1985, Frank y McNaughton 1993, Pandey y Singh 1992).

Impacto humano sobre los pastizales y desiertos y el efecto del ganado doméstico

El humano ha tenido impactos desde hace miles de años en todos los ecosistemas que ha habitado. Durante su estancia, ha alterado considerablemente procesos naturales como el régimen de fuego y herbivoría al disminuir las poblaciones de muchas especies de vertebrados. Sin embargo, en los últimos 150 años el humano ha tenido un impacto significativo en los ecosistemas, el cual ha sido estudiado con gran detalle. Actualmente, la mayor parte de los pastizales y los desiertos (excepto aquellos con condiciones extremas) han sido alterados en su composición y estructura como resultado de la fragmentación del hábitat, la eliminación de grandes y pequeños herbívoros, y al mismo tiempo la introducción de ganado doméstico (Galbraith y Anderson 1991, Knapp *et al.* 1998, Anderson 2006, Holechek *et al.* 2006). Así, las poblaciones remanentes de grandes herbívoros como bisonte, ciervo canadiense, berrendo, elefantes y ñus, están limitadas por actividades humanas, mientras que muchas otras especies como los perritos de la pradera, las vizcachas, las tuzas, las chinchillas y en general herbívoros fosoriales, han sido consideradas como plagas. Ambos grupos (grandes y pequeños herbívoros) han sido eliminadas de gran parte de su distribución histórica por la aparente competencia por los recursos con el ganado doméstico (Koford 1958, McNaughton 1984, Milchunas y Lauenroth 1993, Knapp *et al.* 1998, Van Auken 2009). Cuando la interacción entre los herbívoros nativos y las plantas fue modificada por las actividades humanas, muchos procesos en el ecosistema

fueron interrumpidos, alterando considerablemente el equilibrio entre las especies que mantenían la estructura y composición vegetal de los pastizales y desiertos (Connell y Slatyer 1977, Freilich *et al.* 2003).

El ganado doméstico (vacas, caballos, cabras, chivos, búfalos) puede tener efectos positivos, neutros o negativos en la estructura y composición vegetal, dependiendo de su intensidad y del sitio en el que se presente (Detling 1998, Belsky 1986, Osem *et al.* 2002). En sitios donde la intensidad de pastoreo es ligera o moderada, al igual que los ungulados silvestres, el efecto puede ser positivo al estimular el crecimiento de algunas especies y aumentar la heterogeneidad en el paisaje (Holechek *et al.* 2006, Crawley 1983). Sin embargo, en gran parte donde se practica la ganadería, se hace de manera muy intensa con el objetivo de producir el mayor número de cabezas de ganado posible. En estos sitios, generalmente el ganado limitado por cercos, provoca que las plantas no puedan recuperarse; en estos casos la tasa de extinción de las especies no tolerantes al pastoreo aumenta drásticamente, pero al mismo tiempo aumenta la tasa de colonización de especies tolerantes al pastoreo o de aquellas que no son consumidas por el ganado. Gradualmente la vegetación original (antes de introducir ganado) es remplazada y se llega a un punto que aún cuando el pastoreo disminuya, la vegetación generalmente no vuelve rápidamente a su estado original y pueden pasar varias décadas sin que ello ocurra (Hartnett y Fay 1998, Skarpe 1991, Collins *et al.* 1998, Walker *et al.* 1981, Fanselow *et al.* 2011, Tessema *et al.* 2011). Por ejemplo, en ecosistemas áridos en el suroeste de EE.UU., el norte de México y las sabanas africanas, el sobrepastoreo primero provoca un cambio en la composición de las especies de gramíneas perennes, las cuales gradualmente son sustituidas por gramíneas y hierbas anuales. Con el tiempo, las especies leñosas se establecen y si el exceso de pastoreo continúa, las especies leñosas pueden sustituir completamente a todas las especies de gramíneas (Brown y

Archer 1989, Schlesinger *et al.* 1990, Van Auken 2009). Los impactos en la estructura del suelo también son notables. Gran parte de los nutrientes que naturalmente eran reciclados en el ecosistema, son extraídos y no vuelven a ser depositados en el lugar de origen, además las extensas áreas sin cobertura vegetal creadas por el sobrepastoreo promueven la erosión del suelo; a largo plazo, este efecto provoca la reducción de heterogeneidad ambiental y la disminución en la productividad del sitio (Freilich *et al.* 2003, Schönbach *et al.* 2011).

El futuro y conservación de la herbivoría

La conservación de los pastizales y desiertos, así como de los servicios ambientales que proporcionan, requiere no sólo de la protección de un área relativamente íntegra, sino que también depende del mantenimiento de los procesos que la han mantenido estable por cientos de años. El comprender el efecto de la herbivoría de cada región nos permitirá diseñar mejores estrategias de manejo que mantengan a largo plazo la continuidad de los ecosistemas. El manejo y conservación a largo plazo de los ecosistemas requiere de un amplio entendimiento de los patrones y procesos que han determinado la estructura y composición de los mismos, así como del efecto que han tenido las actividades humanas. Actualmente, es necesario hacer compatibles las estrategias de conservación con las estrategias de producción agropecuarias y, esto solamente será posible integrando el conocimiento de ambas disciplinas (Davies *et al.* 2009, Gordon *et al.* 2004), para lo cual es indispensable fomentar la participación social, institucional y gubernamental para diseñar, difundir y aplicar mejores prácticas de manejo que incluyan la conservación de los procesos ecológicos de los que dependen los ecosistemas, con el objetivo de mantener los servicios ecosistémicos que nos brindan los desiertos y pastizales. Es necesario que las políticas de manejo se basen en

datos científicos sólidos para establecer mejores estrategias de manejo de los ecosistemas, políticas que integren las necesidades ecológicas y sociales enfocadas en restaurar y conservar la buena salud de los ecosistemas a largo plazo. El presente capítulo brinda las bases para que se comprenda el papel ecológico estratégico que tienen los herbívoros, tanto silvestres como domésticos, en la estructura de los pastizales y desiertos.

Literatura citada

- Agnew W., Uresk D.W. y Hansen R.M. 1986. Flora and Fauna Associated with Prairie Dog Colonies and Adjacent Ungrazed Mixed-Grass Prairie in Western South Dakota. *Journal of Range Management* 39: 135-39.
- Alkon P.U. 1999. Microhabitat to landscape impacts: crested porcupine digs in the Negev Desert highlands. *Journal of Arid Environments* 41: 183–202.
- Andersen M.C. y Kay F.R. 1999. Banner-tailed kangaroo rat burrow mounds and desert grassland habitats. *Journal of Arid Environments* 41: 147-60.
- Anderson R.C. 2006. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 626–47.
- Archer S., Garrett M.G y Detling J.K. 1987. Rates of Vegetation Change Associated with Prairie Dog (*Cynomys ludovicianus*) Grazing in North American Mixed-Grass Prairie. *Vegetatio* 72: 159-66.
- Augustine D.J., McNaughton S.J. y Frank D.A. 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications* 13: 1325-37.
- Augustine D.J. y McNaughton S.J. 2006. Interactive Effects of Ungulate Herbivores, Soil Fertility, and Variable Rainfall on Ecosystem Processes in a Semi-Arid Savanna. *Ecosystems* 9: 1242-56.
- Bagchi S., Namgail T. y Ritchie M.E. 2006. Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. *Biological Conservation* 127: 438–42

- Bakker C. Blair J.M. y Knapp A.K. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137: 385–91
- Bakker E.S., Ritchie M.E., Olf H., Milchunas D.G. y Knops J.M. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780-88
- Bakker E.S. y Olf, H. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14: 465-74.
- Batzli G.O. y Pitelka F.A. 1970. Influence of Meadow Mouse Populations on California Grassland. *Ecology* 51 1027-39.
- Belsky A.J. 1986. Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence. *The American Naturalist* 127: 870-92.
- Branch L.C., Hierro J.L. y Villareal D. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41: 173-82.
- Brown J.H., Reichman O.J. y Davidson D.W. 1979. Granivory in Desert Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-27.
- Brown J.H. y Heske E.J. 1990. Control of a Desert-Grassland Transition by a Keystone Rodent Guild. *Science* 250: 1705-07.
- Brown J.R. y Archer S. 1989. Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa var. glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia* 80: 19–26.
- Burns C.E., Collins S.L. y Smith M.D. 2009. Plant community response to loss of large herbivores: comparing consequences in a South African and a North American grassland. *Biodiversity Conservation* 18: 2327–42.
- Ceballos G., Pacheco J. y Liss R. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environment* 41: 161-72.
- Cid M.S., Detling J.K., Whicker A.D. y Brizuela M.A. 1991. Vegetational Responses of a Mixed-Grass Prairie Site following Exclusion of Prairie Dogs and Bison. *Journal of Range Management* 44: 100-05.
- Collins S.L., Knapp A.K., Hartnett D.C. y Briggs J.M. 1998. The Dynamic Tallgrass Prairie, Synthesis and Research Opportunities. En: *Grassland Dynamics, Long-*

- term Ecological Research in Tallgrass Prairie. Knapp A.K., Briggs J.M., Hartnett D.C. y Collins S.L. (eds). Oxford University Press.
- Collins S.L. y Barber S.C. 1986. Effects of Disturbance on Diversity in Mixed-Grass. *Vegetatio* 64: 87-94.
- Collins S.L. y Smith M.D. 2006. Scale-Dependent Interaction of Fire and Grazing on Community Heterogeneity in Tallgrass Prairie. *Ecology* 87: 2058-67.
- Collins S.L. y Uno G.E. 1985. Seed Predation, Seed Dispersal, and Disturbance in Grasslands: A Comment. *The American Naturalist* 125: 866-72.
- Connell J.H. y Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-44.
- Coppock D.L., Ellis J.E., Detling J.K. y Dyer M.I. 1983a. Plant-Herbivore Interactions in a North American Mixed-Grass Prairie. II. Responses of Bison to Modification of Vegetation by Prairie Dogs. *Oecologia* 56: 10-15.
- Coppock D.L., Detling J.K., Ellis J.E. y Dyer M.I. 1983b. Plant-Herbivore Interactions in a North American Mixed-Grass Prairie. I. Effects of Black-Tailed Prairie Dogs on Intraseasonal Aboveground Plant Biomass and Nutrient Dynamics and Plants Species Diversity. *Oecologia* 56: 1-9.
- Crawley M.J. 1983, *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press.
- Davidson A.D. y Lightfoot D.C. 2006. Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland. *Journal of Arid Environments* 72: 1133–45.
- Davidson A.D. y Lightfoot D.C. 2008. Keystone rodent interactions: prairie dogs and kangaroo rats structure the biotic composition of a desertified grassland. *Ecography* 29: 755-65.
- Davies K.W., Svejcar T.J. y Bates J.D. 2009. Interaction of historical and nonhistorical disturbances maintains native plant communities. *Ecological Applications* 19: 1536–45.
- Day T.A. y Detling J.K. 1990. Grassland Patch Dynamics and Herbivore Grazing Preference Following Urine Deposition. *Ecology* 71: 180-88.
- de Val E. y Crawley M.J. 2005. What Limits Herb Biomass in Grasslands: Competition or Herbivory? *Oecologia* 142: 202-11.

- Delibes-Mateos M., Smith A.T., Slobodchikoff C.N. y Swenson J.E. 2011. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation* 144: 1335–46.
- Detling J.K. 1998. Mammalian Herbivores: Ecosystem-Level Effects in Two Grassland National Parks. *Wildlife Society Bulletin* 26: 438-48.
- Dulamsuren C., Hauck M. y Mühlenberg M. 2008. Insect and small mammal herbivores limit tree establishment in northern Mongolian steppe. *Plant Ecology* 195: 143–56.
- Duval B.D., Jackson E. y Withford W.G. 2005. Mesquite (*Prosopis glandulosa*) germination and survival in black-grama (*Bouteloua eriopoda*) grassland: relations between microsite and heteromyid rodent (*Dipodomys* spp.) impact. *Journal of Arid Environments* 62: 541–54.
- Edwards G.R. y Crawley M.J. 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology* 87: 423-35.
- Fahnestock T. y Detling J.K. 2002. Bison-Prairie Dog-Plant Interactions in a North American Mixed-Grass Prairie. *Oecologia* 132: 86-95.
- Fanselow N., Schönbach P., Gong X.G., Lin S., Taube F., Loges R. *et al.* 2011. Short-term regrowth responses of four steppe grassland species to grazing intensity, water and nitrogen in Inner Mongolia. *Plant Soil* 340: 279–89
- Frank D.A. 2005. The Interactive Effects of Grazing Ungulates and Aboveground Production on Grassland Diversity. *Oecologia* 143: 629-34.
- Frank D.A. McNaughton S.J. y Tracy B.F. 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems: profound functional similarities exist between the Serengeti and Yellowstone. *BioScience* 48: 513–21.
- Frank D.A. y McNaughton S.J. 1992. The Ecology of Plants, Large Mammalian Herbivores, and Drought in Yellowstone National Park. *Ecology* 73: 2043-58.
- Frank D.A. y McNaughton S.J. 1993. Evidence for the Promotion of Aboveground Grassland Production by Native Large Herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia* 96: 157-61.
- Freilich J.E. Emien J.M., Duda J.J., Freeman D.C. y Cafaro P.J. 2003. Ecological Effects of Ranching: A Six-Point Critique. *BioScience* 53: 759-65.
- Fuhlendorf S.D. y Engle D.M. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience* 51: 625-32.

- Galbraith W.A. y Anderson E. 1991. Grazing History of the Northwest. *Rangelands* 13: 213-18.
- Gallie J.A. y Drickman L.C. 2008. Ecological interactions between two ecosystem engineers: Gunnison's prairie dog and botta's pocket gopher. *The Southwestern Naturalist* 53: 51-60.
- Glenn S.M. y Collins S.L. 1992. Effects of Scale and Disturbance on Rates of Immigration and Extinction of Species in Prairies. *Oikos* 63: 273-80.
- Gordon I.J., Hester A.J. y Festa-Bianchet M. 2004. The Management of Wild Large Herbivores to Meet Economic, Conservation and Environmental Objectives. *Journal of Applied Ecology* 41: 1021-31.
- Guo Q. Thompson D.B. Valone T.J. y Brown J.H. 1995. The Effects of Vertebrate Granivores and Folivores on Plant Community Structure in the Chihuahuan Desert. *Oikos* 73: 251-59.
- Guterman Y. 1993. Seed Germination in Desetr Plants. Springer-Verlag Press.
- Hanski I. 1982. Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. *Oikos* 38: 210-21.
- Hartnett D.C y Fay P.A. 1998. Plant Populations, Patterns and Processes. En: *Grassland Dynamics, Long-term Ecological Research in Tallgarass Prairie*. Knapp A., Briggs J.M., Hartnett D.C. y Collins A.L. (eds). Oxford University Press.
- Hartnett D.C., Hickman K.R. y Fischer-Walter L.E. 1996. Effects of bison grazing, fire and topography on floristic diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 49: 413-20.
- Heske E.J., Brown J.H. y Guo Q. 1993. Effects of Kangaroo Rat Exclusion on Vegetation Structure and Plant Species Diversity in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 95: 520-24.
- Hobbs N.T. 1996. Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60: 695-713.
- Holdo R.M., Holt R.D. y Fryxell J.M. 2009. Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications* 19: 95-109.
- Holechek J.L., Baker T.T., Boren J.C. y Galt D. 2006. Grazing Impacts on Rangeland Vegetation: What We Have Learned. *Rangelands* 28: 7-13.
- Hoogland J.L. 1995. The black-tailed prairie dog - social life of a burrowing mammal. University of Chicago Press.

- Huntly N. 1991. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Huntly N. e Inouye R. 1988. Pocket Gophers in Ecosystems: Patterns and Mechanisms. *BioScience* 38: 786-93.
- Inouye R., Byers G.S. y Brown J.H. 1980. Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals. *Ecology* 61: 1344-51.
- Jaramillo V.J. y Detling J.K. 1992. Small-Scale Heterogeneity in a Semi-Arid North American Grassland. I. Tillering, N Uptake and Retranslocation in Simulated Urine Patches. *Journal of Applied Ecology* 29: 1-8.
- Johnson, L.C. y Matchett, J.R. (2001) Fire and Grazing Regulate Belowground Processes in Tallgrass Prairie. *Ecology* 82, 3377-338
- Jutila H.M. y Grace J.B. 2002. Effects of Disturbance on Germination and Seedling Establishment in a Coastal Prairie Grassland: A Test of the Competitive Release Hypothesis. *Journal of Ecology* 90: 291-302.
- Knapp A.K., Briggs J.M., Hartnett D.C. y Collins S.L. 1998. *Grassland Dynamics, Long-term Ecological Research in Tallgrass Prairie*. Oxford University Press.
- Knapp A.K., Blair J.M., Briggs J.M., Collins S.L., Hartnett D.C., Johnson L.C. y Towne E.G. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience* 49: 39-50.
- Koford C.B. 1958. Prairie Dogs, Whitefaces, and Blue Grama. *Wildlife Monographs* 3: 3-78.
- Leriche H., Le Roux X., Desnoyers F., Benest D., Simioni G. y Abbadie L. 2003. Grass response to clipping in an African savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Application* 13: 1346–54.
- Maron J.L. y Crone E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2575-84.
- Martin G. 2002. The role of small ground-foraging mammals in topsoil health and biodiversity: Implications to management and restoration. *Ecological management and Restoration* 4: 114-19.
- Martínez A.J. y López-Portillo J. 2003. Growth and Architecture of Small Honey Mesquites under Jackrabbit Browsing: Overcoming the Disadvantage of being eaten. *Annals of Botany* 92: 365-75.

- McArthur R.H. y Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- McNaughton S.J. 1984. Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist* 124: 863-86.
- McNaughton S.J. 1985. Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-94.
- McNaughton S.J., Ruess R.W. y Seagle S.W. 1988. Large Mammals and Process Dynamics in African Ecosystems. *BioScience* 38: 794-800.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Chapman P.L. y Kazempour M.K. 1989. Effects of Grazing, Topography, and Precipitation on the Structure of a Semiarid Grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.
- Milchunas D.G. y Lauenroth W.K. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs* 63: 327-66.
- Olf H. y Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-65.
- Osem Y., Perevolotsky A. y Kigel J. 2002. Grazing Effect on Diversity of Annual Plant Communities in a Semi-Arid Rangeland: Interactions with Small-Scale Spatial and Temporal Variation in Primary Productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-46.
- Owen-Smith N. 1987. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13: 351-62.
- Pandey C.B. y Singh J.S. 1992. Rainfall and Grazing Effects on Net Primary Productivity in a Tropical Savanna, India. *Ecology* 73: 2007-21.
- Parmenter R.R. y Van Devender T.R. 1995. Diversity, Spatial Variability, and Functional Roles of Vertebrates in the Desert Grassland. En: *The Desert Grassland*. McClaran M.P. y Van Devender T.R. (eds). The University of Arizona Press.
- Pulliam R.H. y Brand M.R. 1975. The Production and Utilization of Seeds in Plains Grassland of Southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-66.
- Questad E.J. y Foster B.L. 2007. Vole disturbances and plant diversity in a grassland metacommunity. *Oecologia* 153: 341-51.
- Reichman E.J. y Seabloom E.W. 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 44-9.

- Roth G.A., Withford W.G. y Steinberger Y. 2007. Jackrabbit (*Lepus californicus*) herbivory changes dominance in desertified Chihuahuan Desert ecosystems. *Journal of Arid Environments* 70: 418–26.
- Roth G.A., Withford W.G. y Steinberger Y. 2009. Small mammal herbivory: Feedbacks that help maintain desertified ecosystems. *Journal of Arid Environments* 73: 62–5.
- Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huenneke L.F., Jerrell W.M., Virginia R.A. y Withford W.G. 1990. Biological Feedbacks in Global Desertification. *Science* 247: 1043-48.
- Schönbach P., Wan H., Gierus M., Bai Y., Müller K., Lin L., Susenbeth A. y Taube F. 2011. Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. *Plant Soil* 340: 103–15.
- Shannon G., Druce D.J., Page B.R., Eckhardt H.C., Grant R. y Slotow R. 2008. The utilization of large savanna trees by elephant in southern Kruger National Park. *Journal of Tropical Ecology* 24: 281–9.
- Skarpe C. 1991. Impact of Grazing in Savanna Ecosystems. *Ambio* 20: 351-6.
- Steinauer E.M. y Collins S.L. 1995. Effects of Urine Deposition on Small-Scale Patch Structure in Prairie Vegetation. *Ecology* 76: 1195-1205.
- Sullivan A.T. y Howe H.F. 2011. Response of two prairie forbs to repeated vole herbivory. *Oecologia* 165: 1007–15.
- Tessema Z.K., de Boer W.F., Baars R.M. y Prins H.H. 2011. Changes in soil nutrients, vegetation structure and herbaceous biomass in response to grazing in a semi-arid savanna of Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 75: 662-70.
- Turner M.G. y Dale V.H. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems* 1: 493-6.
- Van Auken O.W. 2009. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands *Journal of Environmental Management* 90: 2931-42.
- Van Staalduin M.A. y Werger M.J. 2007. Marmot disturbances in a Mongolian steppe vegetation. *Journal of Arid Environments* 69: 344–51.
- Vinton M.A. y Hartnett D.C. 1992. Effects of Bison Grazing on *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in Burned and Unburned Tallgrass Prairie. *Oecologia* 90: 374-82.

- Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S. y Peterman R.M. 1981. Stability of Semi-Arid Savanna Grazing Systems. *Journal of Ecology* 69: 473-98.
- Weltzin J.F., Archer S. y Heitschmidt. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78: 751-63.
- White P.S. y Pickett S.T. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patchy Dynamics*. Academic Press.
- Whitford W.G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press.
- Whitford W.G. y Kay F.R. 1999. Bioperturbation by mammals in deserts: a review. *Journal of Arid Environments* 41: 203-30.
- Yoshihara Y., Ohkuro T., Buuveibaatar B., Jamsran U. y Takeuchi K. 2010. Spatial pattern of grazing affects influence of herbivores on spatial heterogeneity of plants and soils. *Oecologia* 162: 427-34.

CAPÍTULO III

Black-tailed prairie dogs, cattle management, and the restoration of arid grasslands in the Chihuahuan Desert.

RESEARCH ARTICLE

Interactive Effects of Black-Tailed Prairie Dogs and Cattle on Shrub Encroachment in a Desert Grassland Ecosystem

Eduardo Ponce-Guevara^{1*}, Ana Davidson^{2,3}, Rodrigo Sierra-Corona¹, Gerardo Ceballos¹

1 Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México, **2** Department of Ecology and Evolution, Stony Brook University, Stony Brook, New York, United States of America, **3** Department of Biology, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico, United States of America

* eponce@ecologia.unam.mx



 OPEN ACCESS

Citation: Ponce-Guevara E, Davidson A, Sierra-Corona R, Ceballos G (2016) Interactive Effects of Black-Tailed Prairie Dogs and Cattle on Shrub Encroachment in a Desert Grassland Ecosystem. PLoS ONE 11(5): e0154748. doi:10.1371/journal.pone.0154748

Editor: Kurt O. Reinhart, USDA-ARS, UNITED STATES

Received: March 19, 2014

Accepted: April 18, 2016

Published: May 4, 2016

Copyright: © 2016 Ponce-Guevara et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: Data is available as supporting information.

Funding: This research was partially funded by NSF (Grant OISE-0653296), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), National University of Mexico (UNAM), the J. M. Kaplan Fund, the Whitley Fund for Nature and the World Wildlife Fund and Carlos Slim Fund Alliance. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

The widespread encroachment of woody plants throughout the semi-arid grasslands in North America has largely resulted from overgrazing by domestic livestock, fire suppression, and loss of native large and small mammalian herbivores. Burrowing-herbivorous mammals, such as prairie dogs (*Cynomys* spp.), help control shrub encroachment through clipping of shrubs and consumption of their seedlings, but little is known about how this important ecological role interacts with and may be influenced by co-existing large herbivores, especially domestic livestock. Here, we established a long-term manipulative experiment using a 2 × 2 factorial design to assess the independent and interactive effects of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) and cattle (*Bos taurus*) on honey mesquite (*Prosopis glandulosa*) abundance and structure. We found that, after five years, mesquite abundance was three to five times greater in plots where prairie dogs were removed compared to plots where they occurred together or alone, respectively. While both prairie dogs and cattle reduced mesquite cover, the effect of prairie dogs on reducing mesquite abundance, cover, and height was significantly greater than that by cattle. Surprisingly, cattle grazing enhanced prairie dog abundance, which, in turn, magnified the effects of prairie dogs on mesquite shrubs. Mesquite canopy cover per hectare was three to five times greater where prairie dogs and cattle were absent compared to where they occurred together or by themselves; whereas, cumulative mesquite height was two times lower on sites where prairie dog and cattle occurred together compared to where they occurred alone or where neither occurred. Data from our experimental study demonstrate that prairie dogs and moderate grazing by cattle can suppress mesquite growth, and, when their populations are properly managed, they may interact synergistically to significantly limit mesquite encroachment in desert grasslands.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

Grasslands are one of the most ubiquitous biomes on the planet, but are highly threatened by intensive land-use activities and conversion into shrublands. The conversion of grasslands into shrublands is associated with increased desertification and the loss of ecosystem services [1]. Desertification of grasslands often results from overgrazing by poorly managed livestock, combined with drought that causes extensive soil erosion, decline in native perennial grass cover, and invasion by woody plants [2–6]. Loss of grasslands to shrublands has been further facilitated by the widespread decline of native, free-roaming, large herbivores (i.e. bison) and small to medium-sized burrowing mammals (i.e. prairie dogs) that both help maintain the presence of the world's grasslands through their herbivory and direct destruction of woody plants [4,5,7–13].

Indeed, large herbivores and burrowing mammals play important roles in shaping the structure and function of grassland ecosystems. Through their grazing, browsing and soil disturbances they transform grassland landscapes, create important habitats for many other grassland species, and enhance spatial and temporal heterogeneity [8,14–16]. In the central grasslands in North America for example, prairie dogs have co-existed with bison for thousands of years and have established important grazing associations. The grazing and burrowing activities by prairie dogs results in more nutritious forage on colony sites that attracts large herbivores like bison [17–19], while grazing by large herbivores benefits prairie dogs by increasing forage quality and reducing vegetation height, thereby increasing predator detection and, consequently, prairie dog survival [17,18,20]. However, domestic cattle (*Bos taurus*) have supplanted native bison (*Bison bison*) throughout most of their historical geographic range, while prairie dogs (*Cynomys* spp.) have declined across 98% of their former range [8,9,19,21]. The widespread decline in bison and prairie dogs, and overgrazing by livestock has been accompanied by a decline in biodiversity and woody plant encroachment into North America's grasslands [6,22–24]. In the desert grasslands of the American Southwest and northern Mexico prairie dogs may control the establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa*) through their clipping of the mesquite shrubs and consumption of their seedlings [13].

Whereas, poorly managed cattle overgraze and help spread mesquite seeds across the desert grassland landscape [5,6,24–26], and prairie dogs may control their establishment, a major conservation and economic question in rangeland management is whether cattle and prairie dogs can co-exist in a way that supports the needs of local ranching communities, and grassland biodiversity. Our previous work in the desert grasslands of northern Mexico has shown that prairie dogs and cattle can have synergistic impacts on desert grassland vegetation, and that cattle graze preferentially along prairie dog colony edges and use the colony centers for resting, while prairie dog abundance increases in areas grazed by cattle [11,27]. These observations support the argument that prairie dog colonies are not only an important component of the grassland mosaic for maintaining biodiversity, but also may provide valuable habitat for domestic livestock [27]. In fact, the two herbivores can have mutualistic grazing associations, similar to those between bison and prairie dogs [18,19,28]. Yet, how the interactions between prairie dogs and cattle impact mesquite encroachment in desert grasslands remains poorly understood. Insights into this ecological relationship are necessary to understand how traditional management strategies in this environment, such as prairie dog eradication and cattle grazing practices, affect mesquite encroachment. Using a long-term manipulative experiment, we tested the effects of prairie dogs and cattle on the abundance and structure of mesquite shrubs and the effect of cattle on prairie dog abundance. This information, along with improved livestock grazing practices (e.g., moderate grazing), can be used to inform conservation strategies aimed at limiting the transition from grassland to shrubland and promoting the co-existence of native burrowing mammals and large, domestic herbivores.

Materials and Methods

Study site

We conducted our experiment within the Janos Biosphere Reserve in the northwestern region of Chihuahua, Mexico, located 75 km south of United States-Mexico border. The study site is located on the Nature Conservancy's El Uno Ecological Reserve (Private Lands Program, Mexico), within the *Báscula* prairie dog colony (30°54'N 108°26'W; Fig 1). Before the acquisition of the property, the site was grazed by cattle for but in 2004 cattle were removed to allow vegetation recovery. Coupled with extensive livestock overgrazing, the region has undergone a shift from a perennial grassland to what is now largely annual grassland [24,29]. The study site is in a broad basin, with a sandy loam soil surface texture and sandy clay loam sub-surface. Vegetation is dominated by the annual grasses, sixweeks threeawn (*Aristida adscensionis*), needle grama (*Bouteloua aristidoides*), and sixweeks grama (*B. barbata*), and numerous forbs. Perennial grasses present include poverty threeawn (*Aristida divaricata*), ear muhly (*Muhlenbergia arenacea*), vine mesquite (*Panicum obtusum*), and tobosagrass (*Pleuraphis mutica*), with some blue grama (*B. gracilis*). The area experiences a wide inter-seasonal temperature variation, from 42°C in summer to -10°C, in winter and a mean annual temperature of 16.9°C. Mean annual precipitation is 306 mm and most of the precipitation falls during the summer monsoon period [11,29].

Experimental design

In 2006, we established four replicate experimental blocks consisting of sixteen 60 × 60 m plots (0.36 ha each) in an area with similar soil type, plant species composition, and prairie dog densities (Fig 1A). Each plot was separated by 10 m. The study site had not been grazed by cattle for two years prior to the initiation of the study. Each block, separated by 30m, had the following 2 × 2 factorial design: both prairie dogs and cattle (+P+C); only prairie dogs (+P-C); only cattle (-P+C); and both species absent (-P-C). Distance among blocks ranged between 50 m and 150 m [11].

Prairie dog treatment

Prairie dog enclosures were installed during the second year of the study. Initially, prairie dogs were present on all plots, and the -P+C and -P-C treatments were implemented by trapping and relocating prairie dogs to elsewhere on the REU. We prevented their recolonization by fencing the plots with 2.54 cm poultry netting that still allowed access by other small mammals (Fig 1B). The wire-mesh extended 0.70 m aboveground, and was buried 1.25 m below the soil surface to deter prairie dogs from burrowing underneath. A 15.24 cm wide strip of metal flashing was attached along the top of the poultry-wire to prevent prairie dogs from climbing over the fences. In plots with prairie dogs, we counted prairie dogs for two consecutive mornings (7:00 to 10:00 hrs), during spring (last week of March) and fall (second week of September) of each year: from 2006 (baseline pretreatment) through 2007, 2008, 2009, 2010, and 2011.

Ethics statement

Trapping and translocation were carried out in strict accordance with the recommendations of the Department of Veterinary Medicine of the National Autonomous University of Mexico (UNAM). Capture and handling protocols were reviewed and authorized by the Mexican Wildlife Department (Permit Number: SGPA/DGVS/0844/06). All permits required for prairie dog capture and handling were requested from and authorized by the administration of REU. Efforts were made to minimize prairie dog suffering during the capture and relocation procedures.

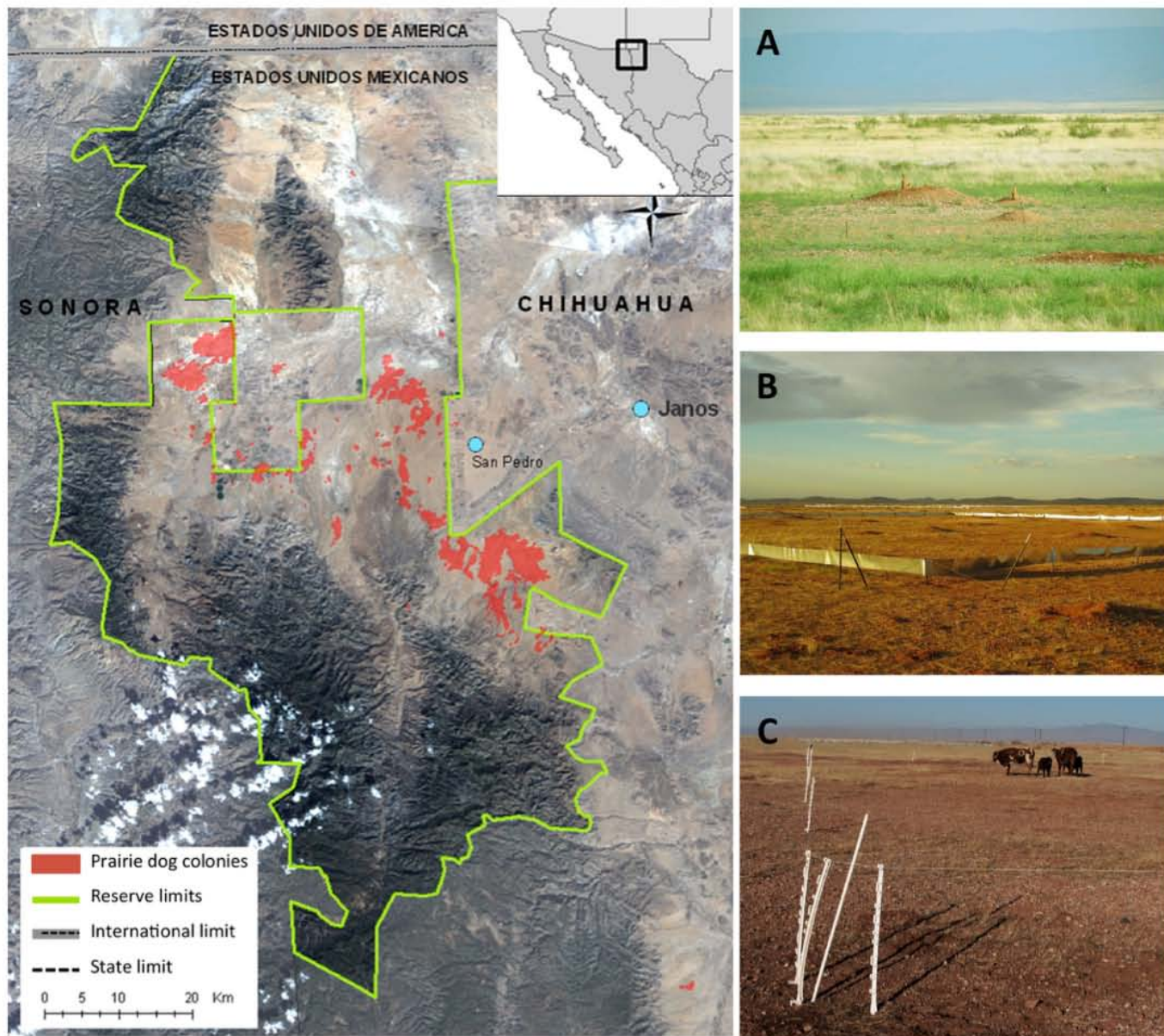


Fig 1. Study site. The Nature Conservancy’s El Uno Ecological Reserve is located within the Janos Biosphere Reserve. Reprinted from Landsat Satellite Images (LC80340392015154LGNL00 and LC803340392015154LGN00) under a CC BY license, data courtesy of the US Geological Survey. Using a 2 × 2 factorial design, our experimental plots consisted of: both prairie dogs and cattle (+P+C); only prairie dogs (+P-C); only cattle (-P+C); and both species absent (-P-C). (A) Plots were established in sites with similar soil type, plant species composition, and prairie dog densities. (B) Prairie dogs were trapped and removed from experimental plots (-P-C, -P+C) and their exclusion was maintained using fencing that extended above and belowground. (C) Cattle were confined within plots (+P+C, -P+C) using an electric fence during the winter period to achieve a conservative grazing regime (consumption of 40% of available forage).

doi:10.1371/journal.pone.0154748.g001

Cattle treatment

In treatments where cattle occurred (+P+C, -P+C), cattle were placed in the plots to simulate a conservative grazing regime [11]. For this experiment, a conservative grazing regime was defined as the consumption of 40% of forage (i.e., the available plant biomass) by cattle during

winter [25]. Available forage was estimated in each plot every winter. Crossbred beef cows were used to remove 40% of the available plant biomass. Cows were allowed to graze for 12 hrs and were contained within the study plots using electric fencing (Fig 1C). The number of cows per plot varied on each plot depending on available forage, and similarly, the number of cattle varied across years due to environmental conditions and plant production. Beef cows were primarily British (Angus, Hereford) and Continental (Limousin and Charolais) breeds raised on nearby pastures (ejido San Pedro, Rancho San Blas, Rancho La Soledad).

Ethics statement

Transportation and manipulation of domestic cattle was conducted according to the Mexican Official Norm (NOM-051-ZOO-1995), which deals with humanitarian treatment of animal mobilization [30]. Trained technicians handled the cattle to guarantee cattle safety. No official permit was necessary to perform this experiment because domestic cattle under extensive production are not considered experimental animal species under the Official Mexican Norm (NOM-062-ZOO-1999), which provide technical specifications for the production, care and use of lab animals. Cattle owners from the local community agreed to collaborate with the project by providing their cattle during the experiment.

Mesquite abundance and structure

We assessed mesquite abundance (individuals per hectare) in each plot during the summers of 2006 and 2011 by counting all mesquite plants and classifying each individual plant as adult or seedling. To evaluate the effect of prairie dogs and cattle on the structure of mesquite, we also measured total canopy cover and height of mesquite shrubs within each of the treatment plots. To determine mesquite shrub canopy area per plot, we collected two horizontal measurements of each plant in the summer of 2011 (no cover data were collected in 2006): the longest horizontal canopy width and the corresponding perpendicular canopy width. We calculated average individual shrub canopy (m^2) for each plot and then multiplied this by mesquite abundance (ind/ha) within each plot to obtain a comparative measure of cover per treatment (m^2 of mesquite canopy per hectare). To determine the effect of prairie dogs and cattle on individual mesquite height, we estimated cumulative (i.e. total) mesquite height per ha. To control for varying mesquite densities and sizes per unit area, average mesquite height was multiplied by abundance (ind/ha) to produce an estimate of cumulative mesquite height (cm per ha), henceforth referred to as "mesquite height".

Data analysis

We assessed all data for normality, and if needed, normalized data by log transformations (Infostat Statistical Package, V. 2011). We conducted a Repeated Measure Analysis of Variance (RMANOVA) to test the effects of treatments over time on mesquite abundance, and an ANOVA to evaluate differences in canopy cover and height among treatments.

Results

Effects of prairie dogs and cattle on mesquite shrubs

Mesquite abundance increased significantly in plots where prairie dogs were removed (-P-C, -P+C), and the increase was greatest (3-fold increase) in plots where neither prairie dogs nor cattle occurred (-P-C) (RMANOVA: Wilks, $\lambda = 0.24$, $F_{6,22} = 3.76$, $P = 0.001$). Whereas, mesquite abundance did not change over time in plots with prairie dogs (+P-C, +P+C); these plots maintained the lowest abundance of mesquite shrubs across treatments (Fig 2 and S1 Table).



Fig 2. Honey mesquite and black-tailed prairie dog abundance. Prairie dogs and cattle significantly impacted mesquite abundance. After five years of implementing our experimental treatments, mesquite abundance (mean \pm SD) increased in plots that excluded prairie dogs (-P-C, -P+C) but remained lowest and unchanged in plots with prairie dogs (+P+C, +P-C). (+P+C = prairie dogs and cattle occurred together; +P-C = prairie dogs only occurred; -P+C = cattle only occurred; -P-C = both prairie dog and cattle were absent)

doi:10.1371/journal.pone.0154748.g002

Our results show that mesquite cover was five times greater where neither prairie dogs nor cattle were present, compared to where they occurred by themselves and where both were present (ANOVA: $F_{3,15} = 4.857$, $P = 0.004$; Fig 3 and S2 Table).

Mesquite height was also greatest on plots where neither species was present, and lower in plots with prairie dogs (ANOVA: $F_{3,15} = 6.6163$, $P = 0.0004$, Fig 4A and S3 Table). Compared to where all animals were removed (-P-C), we found that individual mesquite height was 13% lower in on plots where only prairie dogs were present (+P-C), 15% lower in on plots where only cattle were present (-P+C), and surprisingly 46% lower in plots where both prairie dogs and cattle were present (+P+C) (Fig 4A and S2 Table). The magnitude of treatment effects were more obvious when comparing estimates of total mesquite height per unit area (m per ha) (Fig 4B). Specifically, plots without both prairie dogs and cattle had the highest cumulative



Fig 3. Mesquite canopy cover response to experimental treatments. Average mesquite canopy cover (mean \pm SD) per hectare on each treatment. Canopy cover was strikingly five-fold greater in plots where neither species was present compared to where they occurred alone or together (F STAT, $P < 0.0004$). (+P+C = prairie dogs and cattle present; +P-C = prairie dogs present; -P+C = cattle present; -P-C = both species absent)

doi:10.1371/journal.pone.0154748.g003

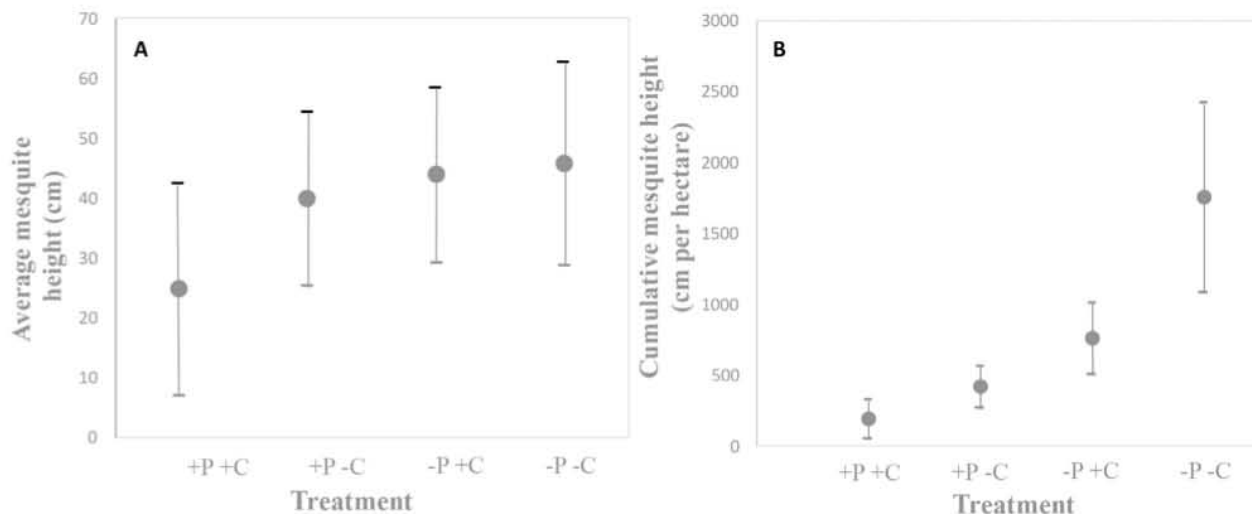


Fig 4. Mesquite height response to experimental treatments. (A) Effect of treatments on average mesquite height, and (B) cumulative mesquite height. Treatments had minimal effects on average mesquite height (A) but large effects on cumulative height (B) (+P+C = prairie dogs and cattle present; +P-C = prairie dogs present; -P+C = cattle present; -P-C = both species absent)

doi:10.1371/journal.pone.0154748.g004

height, whereas in the plots where prairie dogs and cattle occurred alone or together, their herbivory pressures considerably reduced cumulative mesquite height.

The effect of cattle on prairie dog abundance

One year after treatments, the number of prairie dogs was consistently higher on plots grazed by cattle compared to plots without cattle (Fig 5 and S3 Table). These differences were consistent across the study from 2007 through 2011, and were significant in the spring periods of

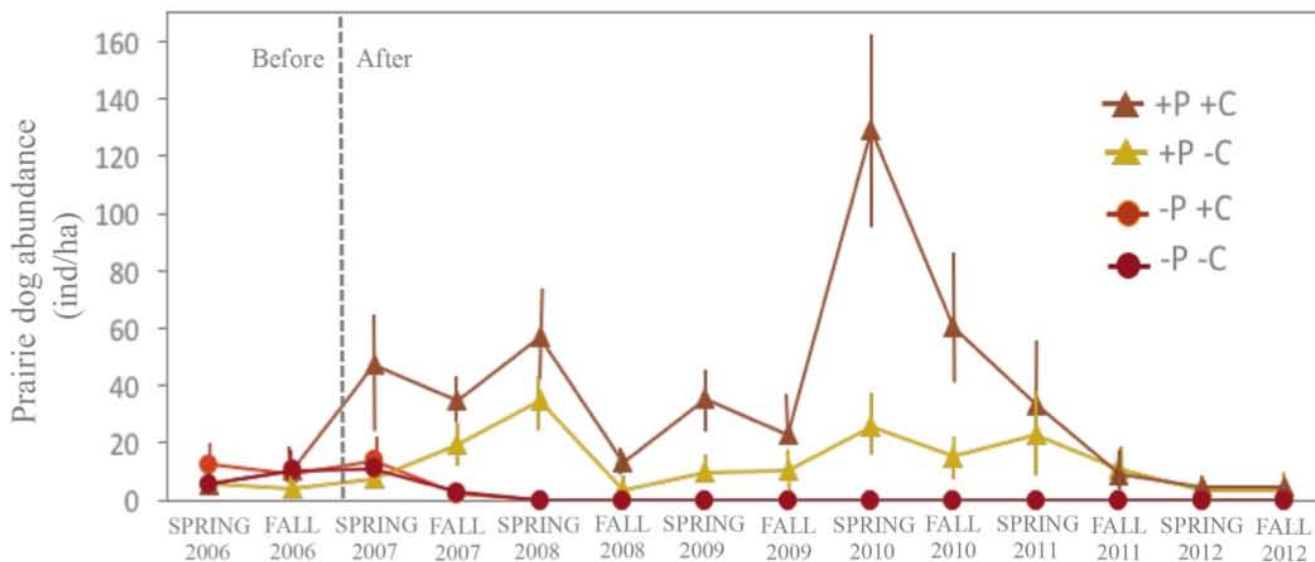


Fig 5. Prairie dog abundance. Number of prairie dogs (mean \pm SD per ha) on each treatment, based on number of animals that occurred on each plot. +P+C = prairie dogs and cattle occurred together; +P-C = prairie dogs only occurred; -P+C = cattle only occurred; -P-C = both prairie dog and cattle were absent

doi:10.1371/journal.pone.0154748.g005

2007 and 2009 and fall periods of 2008, 2010, and 2011 ($P < 0.05$; S3 Table). Prairie dog abundance was likely also influenced by annual precipitation and variation in vegetation production. The study site received only 65% and 45% of the historical average annual rainfall in 2009 and 2011, respectively, and during those years prairie dog abundance decreased across all plots and no differences in their abundances were observed among treatments. Conversely, rainfall was 10% above historic values during 2010 when maximum prairie dog abundance occurred during the study period.

Discussion and Conclusion

Effects of prairie dogs and cattle on mesquite

Our study demonstrates that prairie dogs and cattle, together, can reduce mesquite shrub invasion in the desert grasslands of northern Mexico. The removal of prairie dogs had a striking effect on mesquite shrub abundance, cover, and height, and this effect was notably much greater when cattle were also absent (Figs 2, 3 and 4). Consistent with previous studies [13,24], our experiment demonstrates the important role of prairie dogs in controlling mesquite through their foraging and clipping activities. In other parts of the world, small to medium-sized herbivorous mammals also affect shrub establishment [9]. For example, plains vizcachas (*Lagostomus maximus*) in the Argentinian Pampas, burrowing bettongs (*Bettongia lesueur*) in Australia, and kangaroo rats (*Dipodomys* spp.) in North America reduce shrub encroachment through browsing of shrubs and consumption of seeds and seedlings [8,9,31,32].

Cattle have been a major disperser of mesquite seeds in semi-arid grasslands, and poorly managed cattle are well-known to overgraze and desertify grasslands [6,23,33]. However, our experiment demonstrates that cattle also suppress mesquite abundance through: 1) their direct herbivory; and 2) moderate grazing that increases the populations of prairie dogs (Fig 5), which enhances the ecological service of prairie dogs in the suppression of mesquite shrubs. Grazing associations between prairie dogs and cattle can be positive, neutral or negative depending on spatial and temporal variability of grassland ecosystems [34], but our work indicates that their positive grazing association can be capitalized on to strategically reduce shrub invasion.

Management implications

Despite little direct evidence, competition with cattle has been used to justify extensive programs to eradicate prairie dogs from grasslands, perceptions on prairie dogs have been pushed to extremes. These prairie dog “pest control” programs have been a major cause for reducing prairie dog populations to about 2% of their historic numbers and still continue today [35]. However, such eradication efforts have been counterproductive, resulting in invasion of woody plants, like mesquite, into grasslands. Indeed, there now is strong evidence from multiple experimental and long-term studies that prairie dogs play an important role in controlling shrub encroachment [13,24]. If the main challenge is to maintain grasslands and livestock production then scientists and managers need to work together to find productive ways to improve livestock management, such as through moderate grazing practices and/or by restoring prairie dog populations in rangeland ecosystems to help control shrub encroachment and recover native grasslands.

The results of our experiment demonstrated the important, interactive effects of prairie dogs and cattle on mesquite encroachment in desert grasslands. However, our multi-year experiment also indicates considerable temporal variation in prairie dog abundance, driven by changes over time in precipitation (or plant biomass). Bottom-up regulation of rodent populations are common in arid ecosystems [36,37], and our results similarly show that bottom-up

drivers regulate the ecological association and interactive effects of prairie dogs and cattle. For example, our data suggests that cattle in desert grasslands have more pronounced effects on facilitating prairie dog colony expansion during wet years when the vegetation is tall and prairie dog abundance is high. In contrast, the role of cattle in facilitating the expansion of prairie dog populations may be less important during dry years when productivity of grassland vegetation is low and consequently the habitat remains more open, and prairie dog densities are lower [20,27,28,38]. More research is needed to improve our understanding of the spatial and temporal variation of their grazing associations and how their associations vary under different grazing regimes in order to better manage arid rangelands [25,34,39]. For example, we used a moderate grazing intensity for our experiment, where cattle grazed 40% of available winter forage and showed positive and synergistic effects with prairie dogs on grassland composition and structure [25]. Yet, high levels of grazing intensity and season long-grazing are common in the area [24,29]. In conclusion, we believe that reintroducing prairie dogs and expanding their populations will not restore desert grasslands without also improving overall livestock grazing management. Scientific data are needed to develop more effective conservation and management strategies for the desert grasslands of northern Mexico, and our long-term experiment provides insights into a novel approach that can be strategically used to help achieve this goal.

Supporting Information

S1 Table. Mesquite abundance database. Number of mesquite shrubs (ind/plot and ind/hectare) observed in 2006 and 2011.

(DOCX)

S2 Table. Mesquite height and canopy cover database. Mesquite shrubs observed and measured in 2011.

(DOCX)

S3 Table. Prairie dog database. Number of prairie dogs observed (ind/plot and ind/hectare) from 2006 to 2011.

(DOCX)

Acknowledgments

This work was submitted in partial fulfillment of the requirements of the Doctorado en Ciencias Biológicas - Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). We express our sincere gratitude to the following individuals for their support: Ed Fredrickson and David Lightfoot for their valuable advice on the design of the study; Ed Fredrickson for his assistance and guidance on the cattle component of our experiment; Jesus Pacheco, Ana Montiel, Daniel Aceves, and Jorge Díaz for their invaluable help with field data collection; Karla Pelz, Jose González-Maya, and Rodrigo Medellín for their comments during the early stages of the manuscript; Rosalba Berecerra for support in figure design; Lourdes Martínez-Estévez for the illustrations; and Laura Paulson, Antonio Esquer, and Nelida Barajas (TNC Private Land Program) for letting us work in the Rancho El Uno and for the use of the facilities during the study. We also thank Roland Bjorkland for help with editing the manuscript.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: EPG AD GC. Performed the experiments: EPG AD RSC. Analyzed the data: EPG AD. Wrote the paper: EPG AD GC.

References

1. Suttie JM, Reynolds SG, Botello C. editors. Grasslands of the world. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2005.
2. Schlesinger WH, Reynolds JF, Cunningham GL, Huenneke LF, Jarrell WM, Virginia RA, et al. Biological feedbacks in global desertification. *Science*. 1990; 247: 1043–8. doi: [10.1126/science.247.4946.1043](https://doi.org/10.1126/science.247.4946.1043) PMID: 17800060
3. Geist HJ, Lambin EF. Dynamic Causal Patterns of Desertification. *Bioscience*. 2004; 54: 817–29. doi: [10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0817:DCPOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0817:DCPOD]2.0.CO;2)
4. Roques KG, O'Connor TG, Watkinson AR. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *J Appl Ecol*. 2001; 38: 268–280. doi: [10.1046/j.1365-2664.2001.00567.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00567.x)
5. Briggs JM, Knapp AK, Blair JM, Heisler JL, Hoch GA, Lett MS, et al. An Ecosystem in Transition: Causes and Consequences of the Conversion of Mesic Grassland to Shrubland. *Bioscience*. 2005; 55: 243–54. doi: [10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0243:AEITCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0243:AEITCA]2.0.CO;2)
6. Van Auken OW. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *J Environ Manage*. 2009; 90: 2931–42. doi: [10.1016/j.jenvman.2009.04.023](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.04.023) PMID: 19501450
7. Pringle RM. Elephants as agents of habitat creation for small vertebrates at the patch scale. *Ecology*. 2008; 89: 26–33. doi: [10.1890/07-0776.1](https://doi.org/10.1890/07-0776.1) PMID: 18376543
8. Delibes-mateos M, Smith AT, Slobodchikoff CN, Swenson JE. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biol Conserv*. 2011; 144: 1335–46. doi: [10.1016/j.biocon.2011.02.012](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.012)
9. Davidson A, Detling J, Brown J. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Front Ecol Environ*. 2012; 10: 477–85. doi: [10.1890/110054](https://doi.org/10.1890/110054)
10. Burns C, Collins S, Smith M. Plant community response to loss of large herbivores: comparing consequences in a South African and a North American grassland. *Biodivers Conserv*. 2009; 2327–42. doi: [10.1007/s10531-009-9590-x](https://doi.org/10.1007/s10531-009-9590-x)
11. Davidson AD, Ponce E, Lightfoot DC, Fredrickson EL, Brown JH, Cruzado J, et al. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock. *Ecology*. 2010; 91: 3189–200. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21141180> PMID: 21141180
12. Knapp A. Grassland Dynamics, Long-term Ecological Research in Tallgrass Prairie. Oxford University Press; 1998.
13. Weltzin JF, Archer S, Heitschmidt RK. Small-Mammal Regulation of Vegetation Structure in a Temperate Savanna. *Ecology*. 1997; 78: 751–63.
14. Allred BW, Fuhlendorf SD, Hamilton RG. The role of herbivores in Great Plains conservation: comparative ecology of bison and cattle. *Ecosphere*. Ecological Society of America; 2011; 2: art26. doi: [10.1890/ES10-00152.1](https://doi.org/10.1890/ES10-00152.1)
15. Fuhlendorf SD, Engle DM. Restoring Heterogeneity on Rangelands: Ecosystem Management Based on Evolutionary Grazing Patterns. *Bioscience*. 2001; 51: 625–32.
16. Anderson R. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers. *J Torrey Bot Soc*. 2006; 133: 626–47. doi: [10.3159/1095-5674\(2006\)133](https://doi.org/10.3159/1095-5674(2006)133)
17. Coppock JE, Ellis JE, Detling JK, Dyer MI. Plant-Herbivore Interactions in a North American Mixed-Grass Prairie II. Responses of Bison to Modification of Vegetation by Prairie Dogs. *Oecologia*. 1983; 56: 10–5.
18. Krueger K. Feeding Relationships Among Bison, Pronghorn, and Prairie Dogs: An Experimental Analysis. *Ecology*. 1986; 67: 760–70.
19. Miller B, Ceballos G, Reading R. The Prairie Dog and Biotic Diversity. *Conserv Biol*. 1994; 8: 677–81. Available: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1523-1739.1994.08030677.x/full>
20. Lloyd N, Moehrenschrager A, Smith DH, Bender D. Food limitation at species range limits: Impacts of food availability on the density and colony expansion of prairie dog populations at their northern periphery. *Biol Conserv*. 2013; 161: 110–17. doi: [10.1016/j.biocon.2013.03.008](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.008)
21. List R, Ceballos G, Curtin C, Gogan PJP, Pacheco J, Truett J. Historic distribution and challenges to bison recovery in the northern Chihuahuan Desert. *Conserv Biol*. 2007; 21: 1487–94. doi: [10.1111/j.1523-1739.2007.00810.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00810.x) PMID: 18173472
22. Reviews A, Review A. SHRUB INVASIONS OF NORTH AMERICAN. 2011; 31: 197–215.

23. Knapp AK, Briggs JM, Collins SL, Archer SR, Bret-Harte MS, Ewers BE, et al. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Glob Chang Biol*. 2008; 14: 615–623. doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01512.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01512.x)
24. Ceballos G, Davidson A, List R, Pacheco J, Manzano-Fischer P, Santos-Barrera G, et al. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PLoS One*. 2010; 5: e8562. doi: [10.1371/journal.pone.0008562](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008562) PMID: 20066035
25. Holechek JL, Baker TT, Boren JC, Galt D, Holechek BJL. Grazing Impacts on Rangeland Vegetation: What We Have Learned? *Rangelands*. 2006; 28: 7–13. doi: [http://dx.doi.org/10.2111/1551-501X\(2006\)28.1\[7:GIORVW\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2111/1551-501X(2006)28.1[7:GIORVW]2.0.CO;2)
26. Freilich JE, Emlen JM, Duda JJ, Freeman DC, Cafaro PJ. Ecological Effects of Ranching: A Six-Point Critique. *Bioscience*. 2011; 53: 759–765.
27. Sierra-Corona R, Davidson A, Fredrickson EL, Luna-Soria H, Suzan-Azpiri H, Ponce-Guevara E, et al. Black-Tailed Prairie Dogs, Cattle, and the Conservation of North America's Arid Grasslands. *PLoS One*. 2015; 10: e0118602. doi: [10.1371/journal.pone.0118602](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118602) PMID: 25760377
28. Guenther D a, Detling JK. Observations of cattle use of prairie dog towns. *J Range Manag*. 2003; 56: 410–417. doi: [10.2307/4003830](https://doi.org/10.2307/4003830)
29. List R, Pacheco J, Ponce E, Sierra-Corona R, Ceballos G. The Janos Biosphere Reserve Northern Mexico. *Int J Wilderness*. 2010; 16: 35–41. Available: <http://jw.org/wp-content/uploads/2010/05/Aug-2010-IJW-for-WILDsmall.pdf#page=36>
30. SAGARPA. NORMA Oficial Mexicana NOM-051-ZOO-1995, Trato humanitario en la movilizacion de animales. *Diario Oficial de la Federacion*. 1998: 42–67.
31. Branch LC, Hierro JL, Villarreal D. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. 1999; 173–182.
32. Smith AT, Foggin JM. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. 1999; 235–240.
33. Archer S, Scifres C, Bassham CR. Autogenic Succession in a Subtropical Savanna: Conversion of Grassland to Thorn Woodland Author (s): Steve Archer, Charles Scifres, C. R. Bassham, Robert Maggio Reviewed work (s): Published by: Ecological Society of America Stable URL: <http://www.ecologyandbiogeography.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2745.2012.02811.x> America (NY). 2012; 58: 111–127.
34. Augustine DJ, Springer TL. Competition and facilitation between a native and a domestic herbivore: trade-offs between forage quantity and quality. *Ecol Appl*. 2013; 23: 850–63. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23865235> PMID: 23865235
35. Miller BJ, Reading RP, Biggins DE, Detling JK, Forrest SC, Hoogland JL, et al. Prairie Dogs: An Ecological Review and Current Biopolitics. *J Wildl Manage*. 2007; 71: 2801–2810. doi: [10.2193/2007-041](https://doi.org/10.2193/2007-041)
36. Brown JH, Ernest SKM. Rain and Rodents: Complex Dynamics of Desert Consumers. *Bioscience*. 2002; 52: 979. doi: [10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0979:RARCDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0979:RARCDO]2.0.CO;2)
37. Lightfoot DC, Davidson AD, Parker DG, Hernández L, Landré JW. Bottom-up regulation of desert grassland and shrubland rodent communities: implications of species-specific reproductive potentials. *J Mammal*. 2012; 93: 1017–1028. doi: [10.1644/11-MAMM-A-391.1](https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-391.1)
38. Facka AN, Roemer GW, Mathis VL, Kam M, Geffen E. Drought Leads to Collapse of Black-Tailed Prairie Dog Populations Reintroduced to the Chihuahuan Desert. *J Wildl Manage*. 2010; 74: 1752–1762. doi: [10.2193/2009-208](https://doi.org/10.2193/2009-208)
39. Derner J, Detling J, Antolin M. Are Livestock Weight Gains Affected by Black-Tailed Prairie Dogs? *Front Ecol Environ*. 2006; 4: 459–464. Available: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1540-9295\(2006\)4%5B459:ALWGAB%5D2.0.CO%3B2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1540-9295(2006)4%5B459:ALWGAB%5D2.0.CO%3B2)

CAPÍTULO IV

Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock.

Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock

ANA D. DAVIDSON,^{1,2,5} EDUARDO PONCE,¹ DAVID C. LIGHTFOOT,² ED L. FREDRICKSON,³ JAMES H. BROWN,²
JUAN CRUZADO,¹ SANDRA L. BRANTLEY,² RODRIGO SIERRA-CORONA,¹ RURIK LIST,¹ DAVID TOLEDO,^{3,4}
AND GERARDO CEBALLOS¹

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF 04510 México*

²*Department of Biology, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico 87131 USA*

³*United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Jornada Experimental Range, Las Cruces, New Mexico 88003 USA*

⁴*Ecosystem Science and Management, Texas A&M University, 2138 TAMU, College Station, Texas 77840 USA*

Abstract. Megaherbivores and small burrowing mammals commonly coexist and play important functional roles in grassland ecosystems worldwide. The interactive effects of these two functional groups of herbivores in shaping the structure and function of grassland ecosystems are poorly understood. In North America's central grasslands, domestic cattle (*Bos taurus*) have supplanted bison (*Bison bison*), and now coexist with prairie dogs (*Cynomys* spp.), a keystone burrowing rodent. Understanding the ecological relationships between cattle and prairie dogs and their independent and interactive effects is essential to understanding the ecology and important conservation issues affecting North American grassland ecosystems. To address these needs, we established a long-term manipulative experiment that separates the independent and interactive effects of prairie dogs and cattle using a 2 × 2 factorial design. Our study is located in the Janos-Casas Grandes region of northwestern Chihuahua, Mexico, which supports one of the largest remaining complexes of black-tailed prairie dogs (*C. ludovicianus*). Two years of posttreatment data show nearly twofold increases in prairie dog abundance on plots grazed by cattle compared to plots without cattle. This positive effect of cattle on prairie dogs resulted in synergistic impacts when they occurred together. Vegetation height was significantly lower on the plots where both species co-occurred compared to where either or both species was absent. The treatments also significantly affected abundance and composition of other grassland animal species, including grasshoppers and banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). Our results demonstrate that two different functional groups of herbivorous mammals, burrowing mammals and domestic cattle, have distinctive and synergistic impacts in shaping the structure and function of grassland ecosystems.

Key words: *Bos taurus*; Chihuahuan Desert; *Cynomys ludovicianus*; domestic cattle; ecosystem engineers; grasshoppers; grassland; grazing; herbivores; keystone species; prairie dogs; vegetation.

INTRODUCTION

The ecological role of a species, its Eltonian niche, is played out not in isolation from other species but within the context of an entire community (Leibold 1995). Ecosystems are shaped by these complex interactions among species and their separate and interactive impacts. The importance of species' interactive effects, including effects among different functional groups, is increasingly recognized, yet remains little understood (Helfield and Naiman 2006, Alba-Lynn and Detling 2008).

Mammalian herbivores, both large and small, play important roles in shaping grassland ecosystems (McNaughton 1984, Whicker and Detling 1988, Frank

et al. 1998, Bakker et al. 2006). Different-sized herbivores often have complementary and additive effects, and the ecological relationships between them can be facilitatory (Ritchie and Olff 1999, Arsenaault and Owen-Smith 2002, Olofsson et al. 2004, Bakker et al. 2006). In grasslands around the world, two ubiquitous functional groups of mammalian herbivores, megaherbivores and small burrowing mammals, commonly coexist. They have co-evolved with grasslands and with each other over millions of years, and both have effects far beyond their herbivory, often playing keystone and engineering roles (Owen-Smith 1987, Jones et al. 1994, Power et al. 1996, Frank et al. 1998). As such, the interactive impacts and ecological relationships between these groups may be fundamentally important to the structure and function of grassland ecosystems, but remain poorly understood. Understanding their interactive roles in the context of human activities is especially important, as humans are greatly altering the species composition, populations, and ecological roles of both

Manuscript received 22 July 2009; revised 4 February 2010; accepted 10 February 2010; final version received 12 March 2010. Corresponding Editor: T. J. Valone.

⁵ E-mail: Davidson@unm.edu

groups of herbivores (Owen-Smith 1987, Jackson 1988, Lai and Smith 2003, Suttie et al. 2005, Miller et al. 2007).

Megaherbivores, such as bison (*Bison bison*), African ungulates, and elephants (*Loxodonta africana*), exert strong controls through their grazing, browsing, migrations, and wallowing (Owen-Smith 1987, Power et al. 1996, Frank et al. 1998, Knapp et al. 1999). Across grassland landscapes they create expansive grazing lawns and wallows, increasing landscape heterogeneity, biodiversity, and nutrient cycling rates. They can be important prey, and some, like elephants, create open grassland and habitat for other animals by browsing shrubs (Pringle 2008). Today, however, most grasslands are dominated by domestic livestock that have replaced free-ranging herds of megaherbivores (Suttie et al. 2005). In North America, for example, domestic cattle (*Bos taurus*) have supplanted native bison throughout most of their historic range. On one hand, improperly managed livestock grazing can damage grasslands by overgrazing, vegetation trampling, and dispersal of invasive plants, and has resulted in extensive degradation and desertification of grasslands worldwide (Schlesinger et al. 1990, Suttie et al. 2005). On the other hand, cattle are ecologically similar to bison and other ungulates, and may partially play the functional role of megaherbivores when native species are absent (Towne et al. 2005, Derner et al. 2009).

Burrowing mammals, including plains vizcachas (*Lagostomus maximus*), Siberian marmots (*Marmota sibirica*), plateau pikas (*Ochotona curzoniae*), ice rats (*Myotomys sloggetti*), gophers (*Geomys* and *Thomomys* spp.), and prairie dogs (*Cynomys* spp.; see Plate 1), also have important effects on grasslands through their herbivory (Huntly and Inouye 1988, Whicker and Detling 1988, Branch et al. 1999, Smith and Foggin 1999, Mokotjomela et al. 2009, Yoshihara et al. 2010). Unlike megaherbivores, however, they are sedentary and have large impacts through the engineering of mounds and extensive belowground burrow systems (Jones et al. 1994, Whitford and Kay 1999). In the central grasslands of North America, for example, prairie dogs (*Cynomys* spp.) create unique islands of habitat by consuming grass, maintaining a low, dense turf of forbs and grazing-tolerant grasses, and dotting their colonies with numerous mounds and deep burrow systems (Whicker and Detling 1988, Davidson and Lightfoot 2008). In so doing, prairie dogs provide key habitat for many grassland animals, enhance the nutritional quality of forage, which attracts large herbivores to their colonies, and provide important prey for predators (Whicker and Detling 1988, Kotliar et al. 2006, Davidson and Lightfoot 2007, Davidson et al. 2008). They also help maintain grasslands by clipping shrubs (Weltzin et al. 1997, Ceballos et al. 2010).

A critical issue for conservation of grasslands around the world is the need to maintain the important functional role of keystone burrowing mammals, like

prairie dogs, while simultaneously managing for livestock production (Lai and Smith 2003, Bagchi et al. 2006, Miller et al. 2007, Yoshihara et al. 2010). This raises the question of how the ecology of burrowing mammals is modified by and interacts with that of livestock. The relationships between prairie dogs and cattle and their interactive impacts may be similar to those between bison and prairie dogs (Coppock et al. 1983, Cid et al. 1991, Fahnestock and Detling 2002), but have been surprisingly little studied (Detling 2006). Despite little direct evidence, competition with cattle has been used to justify extensive programs to eradicate prairie dogs and other herbivorous rodents from grasslands throughout the world. In the United States, a century of prairie dog "pest control" programs have reduced populations to 2–5% of their historic numbers and still continue today (Miller et al. 2007). In the Janos-Casas Grandes region of northern Chihuahua, Mexico, where one of the largest black-tailed prairie dog complexes remains, much of this once-extensive Chihuahuan Desert grassland has been invaded by mesquite (*Prosopis glandulosa*) and degraded to annual grassland (Ceballos et al. 2010). This has been attributed to extremely high stocking densities of cattle and poor land management practices (Ceballos et al. 2010) that do not consider the relationships between cattle and prairie dogs.

Large-scale, long-term experimental studies are essential to disentangle the roles of cattle and prairie dogs, but such studies are currently lacking (Detling 2006, Curtin 2008). We established a long-term, large-scale experiment in the Janos grasslands that simultaneously manipulates both cattle and prairie dogs (*C. ludovicianus*). We address the following core questions. (1) Do prairie dogs and cattle have distinctive effects on vegetation structure and plant and animal community composition? (2) Do prairie dogs and cattle together have a larger combined effect on these ecosystem components than either species alone? (3) Does the presence of cattle affect the abundance of prairie dogs? And (4) What are the implications of their interactions and combined effects for conservation and management?

We motivate these experiments with a conceptual model that predicts the separate and interacting roles of megaherbivores and small burrowing mammals on grassland ecosystems, using the Janos ecosystem as our example (Fig. 1). The key features of this model are: (1) megaherbivores affect grassland ecosystems primarily by grazing and browsing herbaceous vegetation, but also by trampling and/or wallowing; (2) smaller burrowing mammals affect the grassland primarily by ecosystem engineering, including burrowing in the soil and clipping vegetation, but also by grazing; (3) megaherbivores and burrowing mammals indirectly affect each other through their impacts on vegetation and soils, resulting in interactive effects on the grassland; and (4) humans control populations of both groups. We use our

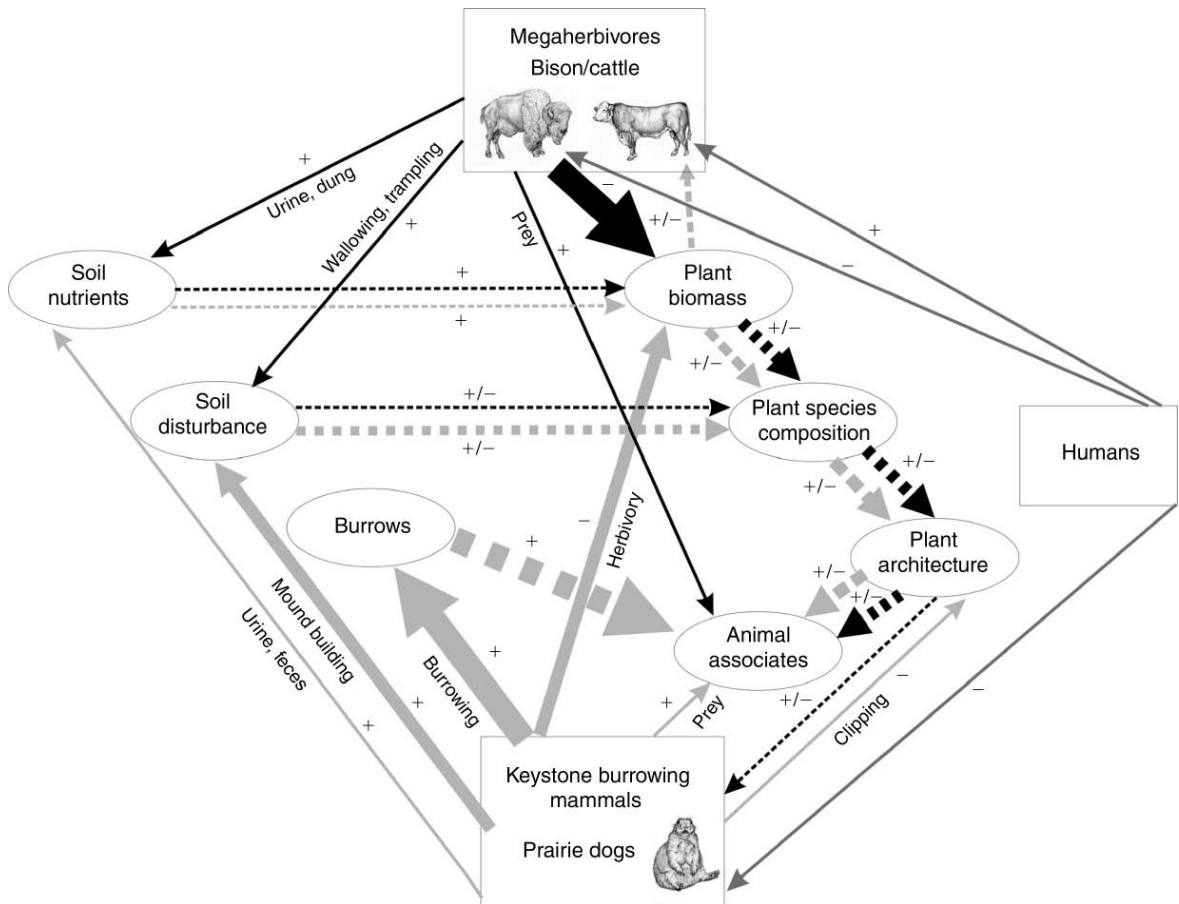


FIG. 1. Conceptual model showing the separate and interactive effects of megaherbivores (e.g., bison and cattle) and keystone burrowing mammals (e.g., prairie dogs) on grassland ecosystems. Black arrows indicate effects of bison/cattle, light-gray arrows indicate effects of prairie dogs, and medium-gray arrows indicate effects of humans. Solid arrows represent direct effects, while dashed arrows represent indirect effects. The + and – symbols indicate positive and/or negative effects. The presence of both bison/cattle and prairie dog arrows indicates an interactive impact. Bison, cattle, and prairie dog drawings are by Sharyn N. Davidson.

experiment to evaluate this general model, which could be modified to account for effects of different herbivore taxa and environmental conditions in grassland ecosystems throughout the world. Our work here helps elucidate the relationships and interactive roles of these important herbivores, key to understanding the impact of human activities on global grassland decline and implementing proper management.

STUDY AREA

Our study was conducted in the Janos-Casas Grandes region of northwestern Chihuahua, Mexico, located 75 km south of the United States–Mexico border. The study site is located on the Nature Conservancy’s El Uno Ecological Reserve within the Báscula prairie dog colony (30°54’ N, 108°26’ W; 1400 m elevation), the third largest colony in the region (2000 ha). The reserve was grazed extensively by cattle for decades, but in 2004 cattle were removed to allow

vegetation recovery. Drought coupled with extensive livestock overgrazing in this region of the northern Chihuahuan Desert has caused a shift from a perennial grassland to a largely annual grassland (Ceballos et al. 2010). The study site is in a broad basin, with a sandy loam soil surface texture and sandy clay loam subsurface. Vegetation is dominated by the annual grasses sixweeks threeawn (*Aristida adscensionis*), needle grama (*Bouteloua aristidoides*), sixweeks grama (*B. barbata*), and numerous forbs. Perennial grasses present include poverty threeawn (*Aristida divaricata*), ear muhly (*Muhlenbergia arenacea*), vine mesquite (*Panicum obtusum*), and tobosagrass (*Pleuraphis mutica*), with some blue grama (*B. gracilis*). Mean annual precipitation is 306 mm, with most occurring during the summer monsoon period. Temperatures range from –15°C in winter to 50°C in summer, with a mean annual temperature of 15.7°C.



PLATE 1. Black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus mexicanus*) coterie taken in the Janos Biosphere Reserve, Chihuahua, Mexico. Photo credit: R. Sierra-Corona.

METHODS

Experimental design

We established four replicate blocks of experimental plots, for a total of 16 plots in an area with similar soil type, plant species composition, and initial prairie dog densities (Appendices A and B). The study site had not been grazed by cattle for two years prior to the initiation of the study. Each block had the following 2×2 factorial design: presence of prairie dogs and cattle (+P+C), cattle only (−P+C), prairie dogs only (+P−C), and where neither species was present (−P−C) (Appendix A). Plot treatments were randomly assigned within each block. Minimum distances between the four replicate blocks of plots were between 50 m and 150 m (Appendix B). Each of the four plots in a replicate block was separated by 30 m. Each plot was 50×50 m, with a 6×6 grid of 36 sampling points systematically positioned at 10-m intervals. Data were collected from 2006 (baseline pretreatment) through 2007 and 2008 (posttreatment).

Experimental treatments

Prairie dog exclosures, removals, and abundance.—Prairie dog exclosures were installed at the end of the first year of the study (late fall 2006). Initially, prairie dogs were present on all plots, and the −P+C and −P−C treatments were implemented by removing prairie dogs and preventing recolonization by fencing with 2.54-cm poultry netting. This design is superior to establishing −P−C and −P+C treatments on plots where prairie dogs were initially absent, because it is well known that

prairie dog colonies are often associated with distinctive soils and vegetation. The wire mesh extended 0.70 m aboveground, and was buried 1.25 m below the soil surface to deter animals from burrowing underneath. A 15.24 cm wide strip of metal flashing was attached along the top of the poultry wire to prevent prairie dogs from climbing over the fences. To control for potential fence boundary effects, a 5-m buffer was designated between the fence and sampling areas within the study plots (Appendix B). Litter accumulation along the fence was routinely removed. The poultry netting with 2.54 cm diameter mesh excluded prairie dogs, but allowed access by all other rodents and small desert cottontail rabbits (*Sylvilagus audubonii*) (Appendix C). The fence height of 0.70 m allowed predators and adult rabbits to jump over the fences (J. H. Brown, *unpublished data*; the authors of this study also observed this behavior). Desert cottontail numbers were low in the area. Counts of individuals during prairie dog observations amounted to 10 individuals over the study period, and fecal pellets showed no significant differences among plots.

During late fall of 2006, the exclusion treatments were initiated by removing prairie dogs from the −P+C and −P−C plots. Animals were trapped using Tomahawk live traps and relocated elsewhere within El Uno Ecological Reserve. Plots −P+C and −P−C were monitored monthly thereafter, and prairie dogs entering the plots were removed as necessary to maintain the exclusion treatments.

Prairie dogs were visually counted and mapped within and around each of the study plots during mid-spring and early fall of each year from 2006 to 2008 to monitor

populations on the treatment plots. Prairie dogs tend not to occur uniformly across a colony; rather, they are clustered in distinct coteries (territorial family groups). As a result, prairie dogs were patchily distributed within and/or along the edges of our plots (Appendix D). Therefore, we mapped and counted all prairie dogs associated with coteries that utilized the study plots. As an additional measure, we also counted only those animals observed within the boundaries of each of the study plots (Appendix D). Although both counts provided similar abundance trends, those that included all members of the coteries best represented the number of animals that actually used the study plots (Fig. 2).

During each spring and fall sampling period, an observer was stationed in an elevated blind located in the center of each block. Visual counts and locations of prairie dogs were mapped on two consecutive mornings and the intervening evening. Black-tailed prairie dog coterie groups were very distinct, making counting of individuals simple and repeatable (Appendix D). Live trapping was not performed in order to minimize human impact.

Cattle treatment.—Cattle were placed into the +P+C and –P+C plots to simulate realistic levels of both grazing and trampling under a moderate winter grazing regime (see Appendix E). Beginning in the winter (January) of 2007, dry matter forage availability on each plot was estimated by clipping 24, 0.5-m² quadrats 2 cm above the soil surface. Clipped plant material was dried at 40°C for 48 hours and then weighed. Available forage for each +P+C and –P+C plot was calculated, and then grazed by crossbred beef cows (*B. taurus*). Beef cows used in this study were primarily of British (Angus, Hereford) and continental (Limousin and Charolais) breeds raised on adjacent and/or nearby pastures, and accustomed to the electric fencing used to confine them within plots. Based on forage availability and cow body mass, a number of cows were selected to remove 40% of the available forage during a four-hour period. Based on nearly a century of research on similar desert grassland associations, conservative grazing not exceeding 40% utilization is recommended for these sites, with these upland species recommended for winter grazing (Paulsen and Ares 1962, Holechek et al. 1994). Selecting a four-hour duration during the morning period increased the likelihood of normal grazing and limited the effects of trampling (Gregorini et al. 2008). To further limit the effects of trampling, cattle were not placed in plots for 5–7 days following a precipitation event. Forage availability was estimated immediately following grazing to estimate actual utilization.

Plant and animal measurements

Vegetation.—Percent live plant canopy cover and height of live foliage of all plant species were measured at 10-m intervals on a 6 × 6 grid using 0.25-m² quadrats at the end of the growing season each spring (April) and early fall, (September) 2006–2008. The method was

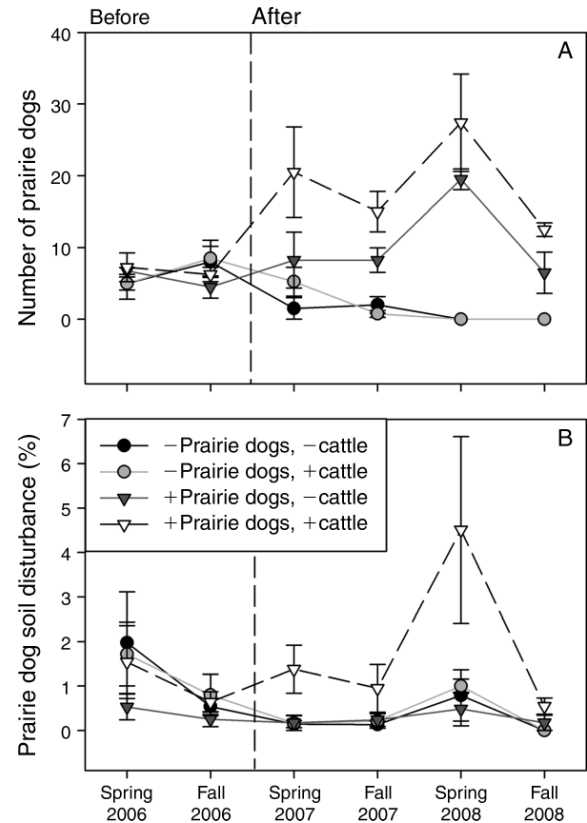


FIG. 2. (A) Numbers of prairie dogs (mean \pm SE) on each of the treatments, based on numbers of animals that use each plot (see *Methods: Experimental treatments: Prairie dog exclosures, removals, and abundance* for explanation), and (B) prairie dog activity on the study plots as measured by the percent cover of their soil disturbance. There were no significant differences in prairie dog abundance before the treatments were imposed, but subsequently prairie dog abundance was higher on plots where prairie dogs occurred with cattle (+P+C) than without (+P–C). Differences (ANOVA: $P < 0.05$, $df = 3, 15$) between +P+C and +P–C plots were present in spring 2007 and fall 2008.

similar to that developed by Huenneke et al. (2001), with plant canopy cover by species measured with subdecimeter² resolution using a gridded frame (Davidson and Lightfoot 2006). Plant identifications of voucher specimens were conducted at the Autonomous University of Chihuahua (UACH) and voucher specimens were deposited at UACH and the National Autonomous University of Mexico (UNAM). To measure peak aboveground plant biomass, plants were clipped to ground level from 0.1 m² (20–50 cm) quadrats using a 3 × 3 grid. Locations of clipped quadrats differed each year. Plants were then separated in the laboratory into forbs, grasses, and shrubs, and further separated into live (at time of harvest) and dead material. Samples were dried in paper bags at 50°C to a constant mass (48 h), then weighed.

Grasshoppers.—Grasshoppers were sampled visually each fall from 2006 to 2008 along 1 × 50 m strip

transects, using a 6×1 grid array. Grasshoppers flushed from the ground were counted and identified to species (Davidson and Lightfoot 2007).

Animal activity.—Percent cover of soil disturbance (i.e., digs, mounds, and tracks) from prairie dogs, banner-tailed kangaroo rats, and pocket gophers (*Thomomys bottae*), and counts of feces from desert cottontail rabbits were estimated using the 0.25-m² vegetation quadrats as an index of activity of these animals on the plots (Davidson and Lightfoot 2006). Prairie dogs, kangaroo rat, and harvester ant (*Pogonomyrmex* spp.) mounds also were mapped and counted on each plot at the start of the study (2006).

Data analysis

All data were assessed for normality, and if needed, normalized by log transformations and analyzed using SAS version 9.1 (SAS Institute 2005). We applied two complementary statistical approaches to analyze vegetation (plant height, cover, and biomass), animal activity (fecal counts of rabbits, and soil disturbance by prairie dogs, kangaroo rats, and gophers), mounds (of prairie dogs, kangaroo rats, and harvester ants), grasshopper abundance, and prairie dog abundance among the treatment plots. We used Analysis of Variance (ANOVA) to examine the effects separately and a Mixed Model Analysis of Repeated Measures (MM), which included repeated covariance parameter estimates to evaluate these variables over time to determine significant time \times treatment interactions. The fixed effects for each MM were the plot treatment types, time, and the interaction between the treatments and time. Each model included a random block effect, which allowed for correlated responses among plots within blocks. Each MM compared the posttreatment samples to a baseline pretreatment measure, which came from data on prairie dog plots (+P–C) during spring and/or fall 2006. Among the four treatments, these +P–C plots were not manipulated and represented site conditions at the start of the study. Because the power of the MM was low due to few repeated measurements (i.e., 6 seasons, 3 years), we also used ANOVA models with Tukey's adjustments that made multiple range-test comparisons across treatments at each time interval. We pooled spring and fall measurements by each year for plant height and for plant cover to obtain total annual height and cover.

RESULTS

Prairie dog abundance

There were no significant differences among blocks or treatments prior to imposing the treatments, but soon after, prairie dog abundance was higher on plots grazed by cattle (+P+C) compared to plots without cattle (+P–C), and this pattern persisted from spring 2007 to fall 2008 (Fig. 2, Appendices D and F). This observation is supported by prairie dog soil disturbance that exhibited a similar relationship between treatments (Fig. 2, Appendix F).

Winter 2005 and spring 2006 were very dry (Appendix G), resulting in no prairie dog offspring in 2006. The relatively higher numbers of prairie dogs in 2007 and 2008 reflect, in part, a rebound of the prairie dog population following a more normal precipitation and vegetation production regime. Additionally, while prairie dogs were removed from –P+C and –P–C plots, and enclosure fences were installed to keep prairie dogs out, there were periodic trespassers, especially in the initial posttreatment stages of the study (Fig. 2).

Vegetation response

Prairie dogs and cattle had dramatic and rapid effects on the vegetation (Figs. 3 and 4; Appendix F). At the start of the study, there were no differences in vegetation among treatments or across blocks. Shortly after implementing the treatments, plant canopy cover and height were substantially lower where both prairie dogs and cattle were present (+P+C) compared to plots where each occurred alone (+P–C, –P+C) or where neither were present (–P–C) (Fig. 4, Appendix F). Height of grasses and spring and summer forbs were consistently lowest on the +P+C plots relative to the others, although significant differences varied between +P+C and the other treatments (Appendix F). Canopy cover of forbs and grasses showed no significant differences ($P > 0.05$). The strongest difference was in summer forb height (MM, time \times treatment interaction, $F_{6,22.3} = 3.30$, $P = 0.018$; Fig. 4C). Summer forb height was very similar at the start of the study, but by 2008 forbs were tallest in –P–C plots and –P+C plots, intermediate in +P–C plots, and shortest in +P+C plots (Fig. 4C). There were no differences in vegetation height or cover between plots where prairie dogs and cattle each occurred alone, compared to where neither occurred (Fig. 4; Appendix F). Some species-level differences in plant canopy cover and height became apparent by 2007, and continued into 2008. Compared to the +P+C plots, Russian thistle (*Salsola kali*), an exotic forb, was two times taller in the +P–C plots, >2 times taller in the –P+C plots, and >3 times taller in the –P–C plots (ANOVA, $F_{3,15} = 3.08$, $P = 0.08$; Fig. 3). Despite some notable changes in vegetation structure (i.e., height and canopy cover) there were no significant differences in aboveground biomass among treatments, probably because there was high variability within. Nevertheless, +P+C plots consistently had the lowest biomass compared to the other plots in 2007 and 2008 ($P > 0.05$).

Grasshopper response

Grasshoppers showed large responses to the removal of prairie dogs and both prairie dogs and cattle (Fig. 5; Appendix F). Prior to the implementation of treatments, there were no significant differences in grasshopper abundance among treatments or blocks. By 2008, overall grasshopper abundance was much higher on plots where prairie dogs were removed, with

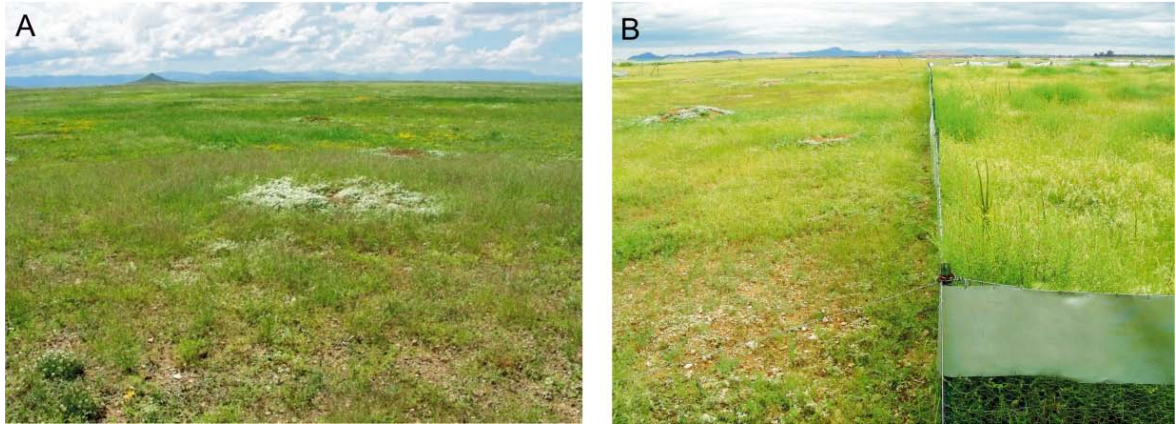


FIG. 3. (A) Photograph of the study site in September 2005, before study plots were constructed and treatments were implemented. (B) Photograph taken in September 2008, 1.5 years after treatments were imposed, showing large differences in plant height and cover within a $-P-C$ plot (to the right of the fence) compared to outside the enclosure where only prairie dogs occurred (to the left). Note the tall darker green plants (Russian thistle, *Salsola kali*) inside. Photo credit: A. D. Davidson.

significant differences between the $-P-C$ plots and the $+P+C$ and $+P-C$ plots (ANOVA, $F_{3,15} = 4.69$, $P = 0.03$; MM, $F_{6,19,6} = 3.14$, $P = 0.025$; Fig. 5). Much of this was due to one dominant species, *Melanoplus lakinus*, which by 2008 was 2–3 times more abundant on the plots where prairie dogs were removed ($-P-C$ and $-P+C$) than on the plots where prairie dogs remained ($+P-C$ and $+P+C$) (ANOVA, $F_{3,15} = 31.32$, $P < 0.0001$; MM, time \times treatment, $F_{6,19,6} = 29.78$, $P < 0.0001$; Fig. 5B). Two other common species of *Melanoplus* (*M. arizonae* and *M. sanguinipes*) were also 2–3 times more abundant on the $-P-C$ plots compared to the other three plots, with the largest differences being between the $-P-C$ and the $+P+C$ plots (ANOVA, $P < 0.05$ for both; Appendix F). In contrast, another common grasshopper, *Trimerotropis pallidipennis*, showed a twofold decline in 2007 on the $+P+C$ plots compared to the $-P-C$ plots (ANOVA, $F_{3,15} = 6.56$, $P = 0.02$), and this pattern persisted in 2008 (Fig. 5C). *Dactyloctenium bicolor* (ANOVA, $F_{3,15} = 4.57$, $P = 0.03$), and several other less common species, showed a similar pattern. For most of these grasshopper species the greatest differences (2–3 fold) were consistently between the $-P-C$ and $+P+C$ plots, demonstrating a generally larger effect where cattle and prairie dogs co-occurred than where they were both absent or occurred alone.

Small-mammal activity response

Banner-tailed kangaroo rats showed a significant response to removal of prairie dogs and addition of cattle grazing (Fig. 6). Based on our mound survey and soil disturbance measurements, there were no significant differences in kangaroo rat, prairie dog, ant, or pocket gopher mound abundance or activity among treatments or blocks at the start of the study. Following treatment implementation, kangaroo rat activity increased significantly on the plots with only cattle ($-P+C$) relative to

the other study plots, with a significant time \times treatment interaction effect found from spring 2006 through fall 2008 (MM, time \times treatment, $F_{15,54,1} = 1.92$, $P = 0.042$).

DISCUSSION

Our manipulative experiment demonstrated that this desert grassland ecosystem responded rapidly and dramatically to the presence or absence of domestic cattle and a keystone burrowing rodent. Regardless of how their long-term impacts may play out, the short-term effects documented here demonstrate the powerful controls these animals have on grasslands (Table 1). Other experimental studies have revealed similarly rapid responses to experimental exclusion of other mammalian herbivores, especially to burrowing mammals, including prairie dogs in other grassland systems (Cid et al. 1991, Fahnestock and Detling 2002, Retzer 2007, Van Staaldunin et al. 2007, Mokotjomela et al. 2009). Under the intensive cattle grazing regime that occurs elsewhere in the Janos grasslands, we expect that cattle would have even larger effects than observed in our experiment.

To the extent that our experiments provide tests, the results generally support the predictions of our conceptual model (i.e., plant architecture and species composition, animal associates, indirect effect of cattle on prairie dog abundance; Fig. 1, Table 1). These responses will likely become even more pronounced with time. They document the importance, not only of separate effects of the different functional groups of herbivores, but also interactive impacts. Indeed, the combined impacts on vegetation were synergistic, due not only to grazing by both prairie dogs and cattle, and engineering activities of prairie dogs, but also to the increase in prairie dog abundance in response to cattle grazing (Fig. 4). Therefore, consistently greater impacts where the species co-occurred reflect, in part, increases in prairie

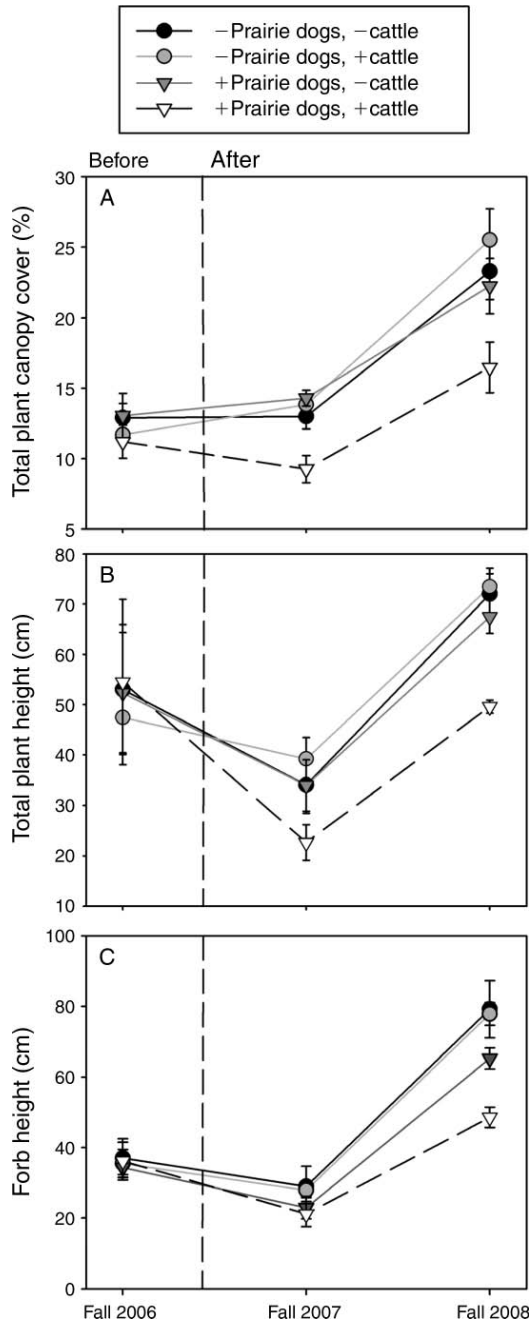


FIG. 4. (A) Canopy cover and (B) height of vegetation (both forbs and grasses combined), and (C) mean summer forb height (all values are means \pm SE) showing the rapid changes in trajectories across treatments over time, following the implementation of the treatments.

dog abundance, which was not only a treatment but also a response variable in our experiment. Consequently, the effect of prairie dogs was greater where they coexisted with cattle than where they occurred alone.

The large increase in banner-tailed kangaroo rat activity in areas with cattle shows that prairie dogs

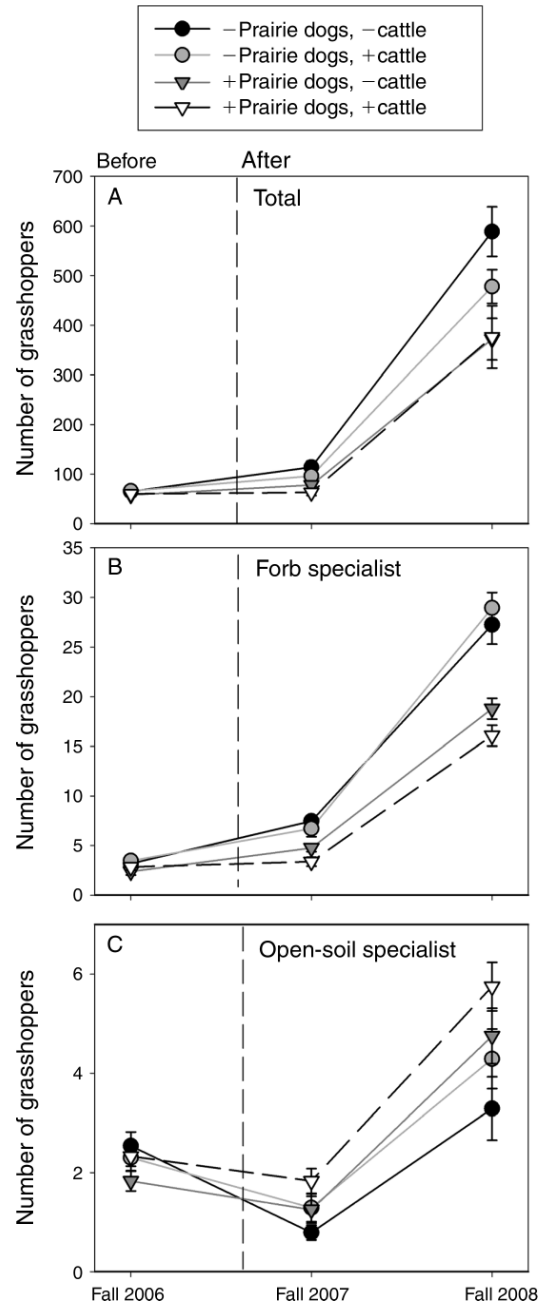


FIG. 5. Data show rapid changes in trajectories in mean abundance (per 50 m²) of (A) all grasshoppers, (B) the forb specialist grasshopper *Melanoplus lakinus*, and (C) the open-soil specialist grasshopper *Trimerotropis pallidipennis* (all values are means \pm SE), following the implementation of the treatments.

and cattle had differentially impacted this coexisting keystone rodent (Valone et al. 1995). Despite the common coexistence of banner-tails and prairie dogs in these grasslands, previous work has suggested that these rodents compete (Davidson and Lightfoot 2006), and the current study supports this relationship.

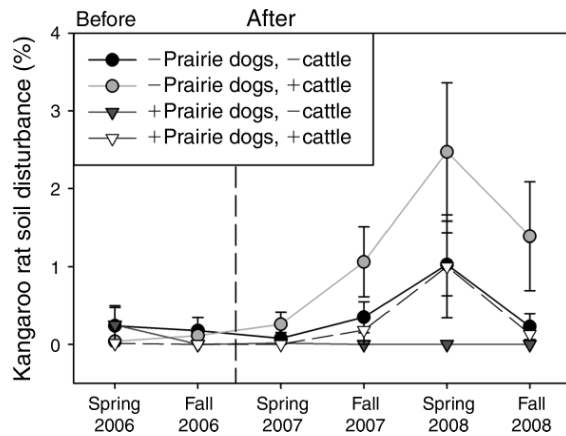


FIG. 6. Banner-tailed kangaroo rat activity (all values mean \pm SE) on the different study plots, as measured by the percent cover of their soil disturbance. Note that the significant ($P < 0.05$) increase is shown on plots with cattle only ($-P+C$).

Further, our results suggest that banner-tailed kangaroo rats benefit from moderate grazing by cattle, which reduces vegetation and creates preferred open habitat (Krogh et al. 2002), especially when there is no competition with prairie dogs. However, overgrazing to the point of desertification has caused large-scale declines in banner-tailed kangaroo rat populations (Krogh et al. 2002, Waser and Ayers 2003). Our experiments offer additional insights into the apparent relationships between these keystone rodent species and cattle, which may have important consequences for grassland biodiversity, in particular because many vertebrates and invertebrates are strongly dependent on the burrow mounds of banner-tails, prairie dogs, or both (Valone et al. 1995, Kotliar et al. 2006, Davidson and Lightfoot 2007, Davidson et al. 2008).

Prairie dogs had large independent effects on grasshoppers, but together prairie dogs and cattle, by altering both vegetation and soils, had the greatest impact on grasshopper assemblages. These findings are significant because grasshoppers are important herbivores of semi-arid grassland ecosystems, representing diverse species assemblages and ecological attributes (Joern 1982). Impressively, grasshopper abundance and forb cover and height showed similar trends across treatments (Figs. 4 and 5). Grasshopper abundance has been found to be higher off prairie dog colonies where plant cover is greater (O'Meilia et al. 1982, Russell and Detling 2003, Davidson and Lightfoot 2007), similar to our findings, although grasshopper species associated with forbs and bare soil are typically more common on colonies due to the disturbance (Russell and Detling 2003, Davidson and Lightfoot 2007). We saw such patterns with species like *T. pallidipennis* and *D. bicolor*, which prefer sparse vegetation and benefited from the more open habitat created by both cattle and prairie dogs. However, forb specialists (e.g., *Melanoplus*) were more common on treatments without prairie dogs or either species, where

forbs were taller and abundant (Figs. 3 and 4). Our results indicate a large response of insect herbivores to vegetation released from grazing by mammalian herbivores. While prairie dogs had distinctive impacts on grasshoppers, prairie dogs and cattle together had interactive effects, illustrated by the considerably greater differences in grasshopper species abundances where both prairie dogs and cattle were present compared to where they were alone or absent.

Some of the strongest impacts of cattle and prairie dogs on vegetation were where they co-occurred compared to where each occurred alone (Fig. 4). Prairie dogs and cattle are both well known to reduce vegetation height and perennial grass cover, resulting in increases in forbs and bare soil (Whicker and Detling 1988, Schlesinger et al. 1990). Although prairie dogs and moderate cattle grazing had no significant independent effects on vegetation height and plant cover in our study, prairie dogs and cattle together had strong combined effects (Fig. 4). Despite the observed reduction in vegetation height and cover, plots with both prairie dogs and cattle did not necessarily have lower primary production, since herbivore grazing is known to stimulate plant growth (Whicker and Detling 1988). Similar experimental studies have evaluated the combined impacts of prairie dogs and bison in mixed-grass prairies of the Great Plains, but no interactive effects were reported, perhaps because of very low bison numbers (Cid et al. 1991, Fahnestock and Detling 2002). The large combined impact of prairie dogs and cattle in our experiment resulted in part from increased prairie dog abundance where the two co-occurred, which was not observed by Cid et al. (1991). This positive relationship of prairie dogs with cattle grazing is consistent with previous reports and simulated grazing (Snell 1985, Cheng and Ritchie 2006, Curtin 2008), although it remains to be demonstrated whether these

TABLE 1. Summary of effects of prairie dogs and cattle on grassland community variables.

| Variable | -P+C | +P-C | +P+C |
|--|------|------|------|
| Prairie dog abundance | ... | ... | ↑ |
| Total plant height | ns | ns | ↓ |
| Summer forb height | ns | ns | ↓ |
| Plant canopy cover | ns | ns | ↓ |
| Plant biomass | ns | ns | ns |
| Total grasshopper abundance | ns | ↓ | ↓ |
| Forb specialist grasshopper abundance | ↓/ns | ↓/ns | ↓ |
| Open-soil specialist grasshopper abundance | ns | ns | ↑ |
| Banner-tailed kangaroo rat activity | ↑ | ns | ns |

Notes: The table demonstrates some of the independent effects of cattle and prairie dogs, and the consistently large effects of both cattle and prairie dogs where they co-occurred. The arrows indicate significant ($P < 0.05$) increases or decreases in those variables relative to the $-P-C$ plot, following the implementation of the treatments. Nonsignificant differences are indicated with "ns." In the case of forb specialist grasshoppers, some species decreased, while others showed no significant response (i.e., arrow/ns).

responses reflect differences in the distribution of colonies or in overall abundance. This relationship is further influenced by the positive associations of cattle with prairie dog colonies. Our research in the Janos region is showing that cattle preferentially graze on prairie dog colonies (R. Sierra, E. L. Fredrickson, and G. Ceballos, *unpublished data*; see also Curtin 2008), similar to the preferential grazing by bison on colonies in mixed-grass prairie (Coppock et al. 1983). So, grasslands where cattle and prairie dogs coexist experience the combined effects of two major herbivores, and ecosystem structure and function are shaped fundamentally by the relationships between them.

Such relationships and resultant synergistic effects may be common between megaherbivores and burrowing mammals worldwide, and even between large and small herbivores more generally. For example, livestock are purported to facilitate other burrowing mammals, such as plateau pikas and zokors (*Myospalax fontanierii*) in the Tibetan plateau and vizcachas in the Pampas of Argentina (Jackson 1988, Smith and Foggin 1999, Zhang et al. 2003), while native megaherbivores like white rhinos (*Ceratotherium simum*) and elephants in Africa are known to facilitate smaller grazers, including impala (*Aepyceros melampus*), zebra (*Equus burchelli*), and others (Farnsworth et al. 2002, Waldram et al. 2008). However, much remains to be learned about how these relationships and their context dependencies translate into interactive impacts on grasslands. Recent studies have found that large domestic grazers have broader landscape-scale effects than burrowing mammals, which have more intensive, localized impacts due to their sedentary behavior and engineering activities (Retzer 2007, Van Staaldunin et al. 2007, Mokotjomela et al. 2009, Yoshihara et al. 2010). For these reasons and consistent with our model, small and large herbivores often have both independent and interactive impacts (e.g., Ritchie and Olff 1999, Olofsson et al. 2004, Bakker et al. 2006, Yoshihara et al. 2010). When each functional group is more abundant when the other is present than when they occur alone (e.g., Coppock et al. 1983, Whicker and Detling 1988, Arsenault and Owen-Smith 2002, Curtin 2008, the present study; R. Sierra et al., *unpublished data*), they can play synergistic roles in shaping the structure and function of grassland ecosystems.

Our conceptual model also has broader applications to other kinds of herbivores and ecosystem engineers in other grassland ecosystems, and highlights the need for both theoretical and empirical studies in order to better understand and manage grasslands throughout the world. More generally, our work demonstrates how the networks of ecological relationships among species belonging to different functional groups can affect the structure and function of ecosystems. These relationships and their consequential cascading effects are often controlled by top predators and humans (Ripple and Beschta 2007). Our findings are generally consistent with

other studies, such as prairie dogs and kangaroo rats in Chihuahuan Desert grasslands (Davidson and Lightfoot 2006, 2007, 2008, Davidson et al. 2008), ants and prairie dogs in shortgrass prairie (Alba-Lynn and Detling 2008), habitat-modifying benthic mollusks in coastal regions (Boyer and Fong 2005), and salmon and bears in Alaskan riparian ecosystems (Helfield and Naiman 2006). Our study goes a step further, however, in showing that these combined effects are influenced by the relationships between species, and that these complex interactions can be important in the domesticated, human-dominated landscapes that now comprise most of the Earth (Kareiva et al. 2007). We suggest that grasslands may be able to sustain populations of both domestic megaherbivores and burrowing mammals when abundances are managed so that they interact synergistically to enhance the productivity and biodiversity of grassland ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank E. B. Erhardt, E. Bedrick, and A. Nosedal-Sanchez for statistical advice, T. Lebgue for help with plant identifications, The Nature Conservancy (TNC) for use of El Uno Ecological Reserve, two anonymous reviewers for their comments on the manuscript, and E. Rivera, D. Aceves, O. Roacho, A. Gonzales, L. Martinez, V. Solis, J. Pacheco, S. N. Davidson, M. J. Hamilton, N. Barajas, and many others for help with fieldwork and logistical support. We also are grateful to S. N. Davidson for the artistic drawings of the bison, cow, and prairie dog in Fig. 1. This research was funded by NSF Grant OISE-0653296, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, UNAM, the J. M. Kaplan Fund, TNC, and the Whitley Fund for Nature.

LITERATURE CITED

- Alba-Lynn, C., and J. K. Detling. 2008. Interactive disturbance effects of two disparate ecosystem engineers in North American shortgrass steppe. *Oecologia* 157:269–278.
- Arsenault, R., and N. Owen-Smith. 2002. Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos* 97:313–318.
- Bagchi, S., T. Namgail, and M. E. Ritchie. 2006. Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. *Biological Conservation* 127:438–442.
- Bakker, E. S., M. E. Ritchie, H. Olff, D. G. Milchunas, and J. M. H. Knops. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9:780–788.
- Boyer, K. E., and P. Fong. 2005. Co-occurrence of habitat-modifying invertebrates: effects on structural and functional properties of a created salt marsh. *Oecologia* 143:619–628.
- Branch, L. C., J. L. Hierro, and D. Villarreal. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41:173–182.
- Ceballos, G., A. Davidson, R. List, J. Pacheco, P. Manzano-Fischer, G. Santos Barrera, and J. Cruzado. 2010. Rapid decline of a grassland ecosystem and its ecological and conservation implications. *PLoS ONE* 5:e8562.
- Cheng, E., and M. E. Ritchie. 2006. Impacts of simulated livestock grazing on Utah prairie dogs (*Cynomys parvidens*) in a low productivity ecosystem. *Oecologia* 147:546–555.
- Cid, M. S., J. K. Detling, A. D. Whicker, and M. A. Brizuela. 1991. Vegetational response of a mixed-grass prairie site

- following exclusion of bison and prairie dogs. *Journal of Range Management* 44:100–105.
- Coppock, D. L., J. E. Ellis, J. K. Detling, and M. I. Dyer. 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. II. Responses of bison to modification of vegetation by prairie dogs. *Oecologia* 56:10–15.
- Curtin, C. 2008. Interactions between cattle, prairie dogs, and small mammals in a desert grassland. *Desert Plants* 24:29–38.
- Davidson, A. D., and D. C. Lightfoot. 2006. Keystone rodent interactions: prairie dogs and kangaroo rats structure the biotic composition of a desertified grassland. *Ecography* 29: 755–756.
- Davidson, A. D., and D. C. Lightfoot. 2007. Interactive effects of keystone rodents on the structure of desert grassland arthropod communities. *Ecography* 30:515–525.
- Davidson, A. D., and D. C. Lightfoot. 2008. Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland. *Journal of Arid Environments* 72:1133–1145.
- Davidson, A. D., D. C. Lightfoot, and J. M. McIntyre. 2008. Engineering rodents create key habitat for lizards. *Journal of Arid Environments* 72:2142–2149.
- Derner, J. D., W. K. Laurenroth, P. Stapp, and D. J. Augustine. 2009. Livestock as ecosystem engineers for grassland bird habitat in the western Great Plains of North America. *Rangeland Ecology and Management* 62:111–118.
- Detling, J. K. 2006. Do prairie dogs compete with livestock? Pages 65–88 in J. L. Hoogland, editor. *Conservation of the black-tailed prairie dog*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Fahnestock, J. T., and J. K. Detling. 2002. Bison-prairie dog-plant interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia* 132:86–95.
- Farnsworth, K. D., S. Focardi, and J. A. Beecham. 2002. Grassland-herbivore interactions: how do grazers coexist? *American Naturalist* 159:24–39.
- Frank, D. A., S. J. McNaughton, and B. F. Tracy. 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems: profound functional similarities exist between the Serengeti and Yellowstone. *BioScience* 48:513–521.
- Gregorini, P., S. A. Gunter, P. A. Beck, K. J. Soder, and S. Tamminga. 2008. Review: The interaction of diurnal grazing pattern, ruminal metabolism, nutrient supply, and management in cattle. *Professional Animal Scientist* 24:308–318.
- Helfield, J. M., and R. J. Naiman. 2006. Keystone interactions: salmon and bear in riparian forests of Alaska. *Ecosystems* 9: 167–180.
- Holechek, J. L., A. Tembo, A. Daniel, M. J. Fusco, and M. Cardenas. 1994. Long-term grazing influences of Chihuahuan Desert rangeland. *Southwestern Naturalist* 39:342–349.
- Huenneke, L. F., D. Clason, and E. Muldavin. 2001. Spatial heterogeneity in Chihuahuan Desert vegetation: implications for sampling methods in semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 47:257–270.
- Huntly, N., and R. Inouye. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. *BioScience* 38:786–793.
- Jackson, J. E. 1988. Terrestrial mammalian pests in Argentina—an overview. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference* 13:196–198.
- Joern, A. 1982. Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers. *Southwestern Naturalist* 27:197–209.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373–386.
- Kareiva, P., S. Watts, R. McDonald, and T. Boucher. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316:1866–1869.
- Knapp, A. K., J. M. Blair, J. M. Briggs, S. L. Collins, D. C. Hartnett, and L. C. Johnson. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience* 49:39–50.
- Kotliar, N. B., B. J. Miller, R. P. Reading, and T. W. Clark. 2006. The prairie dog as a keystone species. Pages 53–64 in J. L. Hoogland, editor. *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Krogh, S. N., M. S. Zeisset, E. Jackson, and W. Whitford. 2002. Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health. *Journal of Arid Environments* 50:513–519.
- Lai, C. H., and A. T. Smith. 2003. Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. *Biodiversity and Conservation* 12:1901–1912.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76:1371–1382.
- McNaughton, S. J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124:863–886.
- Miller, B. J., R. P. Reading, D. E. Biggins, J. K. Detling, S. C. Forrest, J. L. Hoogland, J. Javersak, S. D. Miller, J. Proctor, and J. C. Truett. 2007. Prairie dogs: an ecological review and current biopolitics. *Journal of Wildlife Management* 71: 2801–2810.
- Mokotjomela, T., U. Schwaibold, and N. Pillay. 2009. Does the ice rat *Otomys sloggetti robertsi* contribute to habitat change in Lesotho? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35:437–443.
- Olofsson, J., S. Stark, and L. Oksanen. 2004. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos* 105:386–396.
- O'Meilia, M. E., F. L. Knopf, and J. C. Lewis. 1982. Some consequences of competition between prairie dogs and beef cattle. *Journal of Range Management* 35:580–585.
- Owen-Smith, N. 1987. The pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13:351–362.
- Paulsen, H. A., and F. N. Ares. 1962. Grazing values and management of black grama and tobosa grasslands and associated shrub ranges of the Southwest. *USDA Technical Bulletin* 1270, Washington, D.C., USA.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, J. Daily, C. Castilla, J. Lubchenco, and R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46:609–620.
- Pringle, R. M. 2008. Elephants as agents of habitat creation for small vertebrates at the patch scale. *Ecology* 89:26–33.
- Retzer, V. 2007. Forage competition between livestock and Mongolian Pika (*Ochotona pallasi*) in Southern Mongolian mountain steppes. *Basic and Applied Ecology* 8:147–157.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2007. Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biological Conservation* 138:514–519.
- Ritchie, M. E., and H. Olff. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. Pages 175–204 in H. Olff, V. K. Brown, and R. H. Drent, editors. *Herbivores: between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Russell, R. E., and J. K. Detling. 2003. Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys ludovicianus* (Ord)): associations between two rangeland herbivores. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76:578–587.
- SAS Institute. 2005. SAS system for Microsoft Windows. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schlesinger, W. H., J. F. Reynolds, G. L. Cunningham, L. F. Huenneke, W. M. Jarrell, R. A. Virginia, and W. G. Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043–1048.
- Smith, A. T., and M. J. Foggin. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Animal Conservation* 2:235–240.
- Snell, G. P. 1985. Results of control of prairie dogs. *Rangelands* 7:30.
- Suttie, J. M., S. G. Reynolds, and C. Batello, editors. 2005. *Grasslands of the world*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Towne, G. E., D. C. Hartnett, and R. C. Cochran. 2005. Vegetation trends in tallgrass prairie from bison and cattle grazing. *Ecological Applications* 15:1550–1559.

- Valone, T. J., J. H. Brown, and C. L. Jacobi. 1995. Catastrophic decline of a desert rodent, *Dipodomys spectabilis*: insights from a long-term study. *Journal of Mammalogy* 76:428–436.
- Van Staaldouin, M. A., H. During, and M. J. A. Werger. 2007. Impact of grazing regime on a Mongolian forest steppe. *Applied Vegetation Science* 10:299–306.
- Waldram, M. S., W. J. Bond, and W. D. Stock. 2008. Ecological engineering by a mega-grazer: white rhino impacts on a South African savanna. *Ecosystems* 11:101–112.
- Waser, P. M., and J. M. Ayers. 2003. Microhabitat use and population decline in banner-tailed kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 84:1031–1043.
- Weltzin, J. F., S. Archer, and R. K. Heitschmidt. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology* 78:751–763.
- Whicker, A. D., and J. K. Detling. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances: prairie dogs alter grassland patch structure, nutrient cycling, and feeding-site selection by other herbivores. *BioScience* 38:778–785.
- Whitford, W. G., and F. R. Kay. 1999. Bioperturbation by mammals in deserts: a review. *Journal of Arid Environments* 41:203–230.
- Yoshihara, Y., T. Okuro, B. Buuveibaatar, J. Undarmaa, and K. Takeuchi. 2010. Complementary effects of disturbance by livestock and marmots on the spatial heterogeneity of vegetation and soil in a Mongolian steppe ecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135:155–159.
- Zhang, Y., Z. Zhang, and J. Liu. 2003. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review* 33:284–294.

APPENDIX A

Schematic diagram showing the 2 × 2 factorial design (*Ecological Archives* E091-224-A1).

APPENDIX B

Schematic diagram showing the replicated experimental blocks of plots (*Ecological Archives* E091-224-A2).

APPENDIX C

Photo showing accessibility of the prairie dog enclosure plots by the next largest rodent at the study site, the banner-tailed kangaroo rat (*Ecological Archives* E091-224-A3).

APPENDIX D

Photo of a typical prairie dog coterie patch, and graph of the number of prairie dogs observed on each of the treatment plots (*Ecological Archives* E091-224-A4).

APPENDIX E

Detailed methods of the cattle treatments (*Ecological Archives* E091-224-A5).

APPENDIX F

A table of statistical metrics for all significant ANOVA results (*Ecological Archives* E091-224-A6).

APPENDIX G

Graph showing precipitation amounts at (or near) the study site (*Ecological Archives* E091-224-A7).

CAPÍTULO V

The Janos Biosphere Reserve, Northern Mexico.

The Janos Biosphere Reserve, Northern Mexico

BY RURIK LIST, JESÚS PACHECO, EDUARDO PONCE, RODRIGO SIERRA-CORONA,
and GERARDO CEBALLOS

Introduction

November 28, 2009, marks a historic date for the conservation of large endangered mammals in Mexico. That day the gate of the quarantine corral, where 23 bison (*Bison bison*) from Wind Cave National Park had spent the two weeks since their arrival from the United States, was opened and the bison released, running into the short grass prairie of Janos, Chihuahua, Mexico. For the first time in at least a century, genetically pure bison roamed again in Mexico (see figure 1).

The release of the bison was the preamble of an even more important, large-scale conservation issue. On December 8, the Janos Biosphere Reserve (JBR) was established by presidential decree (*Diario Oficial de la Federación* 2009; figure 2). With more than half a million hectares (more than a million acres), JBR became the first federally protected area with the main objective to protect native grassland ecosystems in Mexico (see figure 3). The decree was the culmination of more than two decades of scientific research and conservation work in the region, whereas the bison release marked the beginning of a new era in JBR, which will be focused on res-



Gerardo Ceballos, Jesús Pacheco, Rurik List, Rodrigo Sierra-Corona, and Eduardo Ponce (left to right). Photo by Mike Lockhart.

toration, improved land management practices, and the development of alternative use of the region's resources.

The conservation story of JBR goes back to the time when Aldo Leopold visited Río Gavilán in the neighboring mountains of Casas Grandes, where he found exemplarily well-preserved ecosystems (Leopold 1937). Around that



Figure 1—Herd of genetically pure bison from Wind Cave National Park roaming in the JBR grassland. Photo by Rurik List.



Figure 2—Map of the Janos Biosphere Reserve.

time, Río Gavilán and the mountains of Janos were part of a large block of federal lands inhabited by many species, including three that regrettably are now extinct in the area: grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*), gray wolves (*Canis lupus*), and imperial woodpeckers (*Campycephilus imperialis*; figure 4). The valleys, on the other hand, were part of extensive cattle ranches covered by perennial grasslands. In the 1930s and 1940s, the Agrarian Reform gave away the federal lands and subdivided cattle ranches to satisfy landless peasants' demands. The impact of their activities and of forestry companies strongly changed environmental conditions, and a few years later, overgrazing became a severe problem in JBR (Villa 1955). Intensive logging had eliminated the old growth forest, except in the most inaccessible areas, and one by one, the imperial woodpecker, grizzly bear, and gray wolf, in that order, disappeared from the region and eventually from Mexico (Ceballos and Navarro 1991; Ceballos and Eccardi 2003).

Biological Diversity

Despite the loss of these iconic species, the distance of JBR from the nation's



Figure 3—The JBR is the first federal reserve created with the main objective to protect grassland ecosystems. Photo by Eduardo Ponce.

capital in a centralized country helped to maintain most other biological components of the sierras and valleys of JBR, while the rest of the country was losing both species and habitat. In 1988, when Gerardo Ceballos went searching for the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) colonies reported by Anderson (1972), he found a 55,000-hectare (135,850 acre) prairie dog complex, which made it the largest in North America as 98% of the area occupied by prairie dogs had been decimated by poisoning and plague (Ceballos et al. 1993; Miller et al. 1994; figure 5).

This discovery represented a hope to find black-footed ferrets (*Mustela nigripes*), a species that depends on prairie dogs for food and shelter, and which became the first species to disappear from the wild as a consequence of the decline of prairie dogs across North America (Clark 1989). Although no ferrets were found, it became clear that the extensive prairie dog towns were of continental importance. In 1991, the Institute of Ecology from the National University of Mexico (Universidad Nacional Autónoma de México—

UNAM) initiated the first biological studies in the area and started a black-footed ferret reintroduction program in 2001 (see figure 6).

Soon it became clear that the JBR area was biologically diverse, and it was recognized as priority area for biodiversity conservation in North America (List et al. 1998; Ceballos



Figure 4—The sierras of JBR are covered by temperate forests, which once hosted grizzlies and wolves. Photo by Rurik List.



Figure 5—The JBR grasslands maintain one of the largest prairie dog complexes in North America. Photo by Gerardo Ceballos.

1999; Manzano-Fischer et al. 2000; Dinerstein et al. 1998; CONABIO 2000; table 1). The outstanding biological diversity was partly the result of the presence of prairie dogs, which through their activities modify the grasslands, providing home to species such as burrowing owls (*Athene cunicularia*) and food to terrestrial and avian predators (Ceballos et al. 1999; List et al. 2003; figure 7). Also, because of their foraging behavior, they keep the plants low and modify the composition and structure of the vegetation, allowing species that need short vegetation to abound. In addition, their burrowing activities loosen the soil and improve habitat for soil invertebrates (Miller et al. 1994,

2000; Ceballos et al. 2005; Davidson et al. 2010).

There are several contributing factors to the notable biodiversity of JBR: the altitude ranges from 1,400 m (4,590 ft.) in the extensive valley, which starts at the foothills of the Sierra Madre Occidental, then goes north to New Mexico, and south and east to smaller isolated sierras in Chihuahua (see figure 8) to 2,600 m (8,530 ft.) in the peak of Las Guacamayas. The area is found at the western end of the Chihuahuan Desert, which gives the characteristic composition to the grasslands and shrubs; the temperate pine and oak forests of the Sierra Madre Occidental reach the northern end in JBR, with character-



Figure 6—Black-footed ferrets have been reintroduced in JBR. Photo by Rurik List.

istic species such as the thick-billed parrot (*Rhynchopsitta pachyrhyncha*) and eared trogon (*Euptilotis nevadensis*). Most of the JBR is covered by open grasslands and grassland-shrubs, but there are also temperate forests, mesquite shrublands, halophytic vegetation, and agriculture (Ceballos et al. 2005).

The Creation of the Reserve

Over the years, the studies continued producing information that justified the legal protection of the Janos ecosystems, so in January 2002 we initiated the long process to include JBR in the National System of Protected Areas of the National Commission of Protected Areas (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-CONANP) as a biosphere reserve. Over time, many governmental and nongovernmental institutions participated in this process.

The justification to create the reserve was ample and solid. JBR maintains a considerable amount of native grasslands (220,000 ha/543,400 acres), which is a critically threatened ecosystem in Mexico. The JBR was ranked the second most important area for the protection of mammals in Mexico after the Montes Azules Biosphere Reserve in the Lacandon Tropical Rain Forest of southern Mexico (Ceballos 1999).

These grasslands maintain the second largest prairie dog complex of

Table 1—Diversity and conservation status of the terrestrial vertebrates of Janos Biosphere Reserve, Chihuahua, Mexico.

| Taxon | Orders | Families | Genera | Species | Status | | |
|------------|--------|----------|--------|---------|--------|----|----|
| | | | | | EN | TH | SP |
| Amphibians | 2 | 4 | 5 | 13 | 0 | 0 | 4 |
| Reptiles | 2 | 6 | 19 | 34 | 0 | 7 | 8 |
| Birds | 17 | 53 | 157 | 257 | 3 | 8 | 17 |
| Mammals | 4 | 18 | 47 | 79 | 6 | 3 | 2 |
| Total | 25 | 81 | 228 | 383 | 9 | 18 | 31 |

EN = Endangered, TH = Threatened, SP = Special Protection.



Figure 7—The ferruginous hawk is one of many birds of prey that prey upon prairie dogs and abound in JBR. Photo by Eduardo Ponce.

prairie dog towns in North America, the only free-ranging bison herd in Mexico and the southwestern United States, and small populations of Mexico's critically endangered pronghorn (*Antilocapra americana*) (Ceballos et al. 2005; List et al. 2007; List and Valdéz 2009). JBR has the only recorded breeding population of North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) in Mexico, the largest breeding population of burrowing owl within its native habitat in North America, the largest golden eagle (*Aquila chrysaetos*) population in Mexico (List et al. 1999; Manzano-Fischer et al. 2006; McNicoll

2005), and one of the most important populations of the green toad (*Anaxyrus debilis*) (Santos et al. 2008). Finally, the reserve is an important wintering site for grassland birds, including species of conservation concern, maintaining about 2% of the entire population of mountain plover (*Charadrius montanus*) during the winter (Manzano-Fischer et al. 1999, 2006).

The mountains of JBR provide refuge to and the third most important nesting site for the endangered thick-billed parrot, one of the largest populations of black bears (*Ursus americanus*) in the Sierra Madre Occidental, and have been identified as the most suitable area for the reintroduction of the Mexican wolf (Araiza et al. 2007; Lammertink et al. 1997; List et al. 1998). There are populations of aspen forests (*Populus tremuloides*), which cover a naturally small area in Mexico, but their presence in JBR is significant (Ceballos et al. 2006).

As often happens, places rich in biodiversity are also rich in culture, and JBR is no exception. Hunter-gatherers lived here well before the

written language, leaving petroglyphs and arrowheads as a sign of their presence. Later on, the Paquime culture from what is now Casas Grandes exerted its influence on the JBR, with thick adobe walls near the perennial streams, terraces in the mountains, and cliff dwellings providing testimony that the area had an important human population for centuries (Di Peso et al. 1973; Minnis and Whalen 2003; figure 9). The town of Janos was founded around 1580 by Franciscan missionaries, and in 1686 a military garrison was established to protect it from the Apache raids, but despite that, Apaches ventured frequently into the JBR until very recently (University of Texas 2010).

Current Situation

The JBR region is part of a continuous system of semi-arid grassland that includes parts of New Mexico, Arizona, Texas, and Chihuahua, and is one of many protected areas along the border, some of them transboundary (Ceballos et al. 2009). As with many other binational conservation areas from the Californias to Tamaulipas/Texas, the connectivity of the biosphere reserve to the United States has been partially cut by the new border fence (List 2009). Normandy-style metal barriers with wire mesh and barbed wire set up in the winter of 2008 block part of northern portion of the reserve from the well-preserved grasslands, managed by the Maplai Borderlands Group and the Animas Foundation in Hidalgo County, New Mexico. Pronghorn and bison, among many other species, crossed back and forth over the international line, but the new fence is impassable for most medium and large mammals, and there is the risk that the fence or pedestrian wall will expand to the remainder of the Janos-Hidalgo, which would eliminate the pronghorn and bison



Figure 8—In the foothills, the grassland mixes with oaks. Photo by Rodrigo Sierra-Corona.

north of Janos (List 2007; List et al. 2007; List and Valdéz 2009).

Presently, about 2,600 people live in seven towns and scattered isolated houses or ranches within the JBR. Although most are Mexicans from different parts of the country, mainly the north, the Mennonite community is large and has an important influence in the economy of the area as the intensive agriculture brings both money and labor into the area.

Cattle ranching is the main productive activity within the JBR, but the importance of agriculture has been growing rapidly, emphasizing the need to give legal protection status to the area. After 15 years of nearly continuous drought with a fixed cattle stocking rate, severe overgrazing, soil erosion, reduction of keystone species (prairie dog), and changes in species composition and abundance, the ultimate result has been ecosystem degradation and severe desertification (Ceballos et al. 2010).

These changes were accompanied by a reduction of environmental services for the local people, such as the reduction in forage for cattle, making it unviable for many people to make a living from the land, and forcing many, especially the young, to emigrate, and the older to sell their rangelands for industrial farming. Many prairie dog towns were illegally converted into agricultural lands, and illegal drilling of wells for the center pivot irrigation systems reduced the underground water available for both ranching and some villages, generating frictions between the formerly amicable guilds of farmers, ranchers, and townspeople.

Because the concept of biosphere reserve accommodates both biodiversity and people, the establishment of a biosphere reserve became an opportunity to conserve important ecosystems and a significant part of the native



Figure 9. The ancient inhabitants of hunter-gatherers of JBR left petroglyphs as a sign of their presence. Photo by Rurik List.

flora and fauna in northern Mexico, reduce the degradation processes, and improve the current use and management of the resources of the area, which represented hope for keeping and improving the decaying quality of life of the local people. This prompted the support of the Janos inhabitants toward the establishment of the reserve without any opposition, the exception being a few ranchers and farmers.

The Future

The restoration of JBR's ecosystems and ecosystem services is directly linked to a better use and management of the land and research focused toward understanding the interaction between biodiversity and productive activities. We are not only looking for ways to make biodiversity and productive activities compatible, but also ways to make the main economic activities foster conservation efforts (Ceballos et al. 2009; Davidson et al. 2010; L. Martínez pers. com. 2010). This way, we will be using cattle grazing to maintain and expand prairie dog towns and

control shrub expansion, and intensive agriculture to restore native grasslands in areas where the perennial grasses have disappeared and the natural recovery of the system is unlikely or in very large time scales.

Local people are already participating by removing cattle from pastures or decreasing the numbers of cattle, setting up experimental exclosures, and planting native grasses in degraded areas. Simultaneously, we continue to restore species and enhance wildlife populations, mainly in the valley, but the sierras of JBR are scantily populated, much better preserved, have less pressure than the lowlands, and are important parts of the reserve. Partly because of the inaccessibility of the rugged terrain that has preserved the ecosystems of the sierras, this portion of the reserve is the least studied, but is nonetheless a place for wandering, where one can still walk for days without meeting other people, and where puma (*Puma concolor*) and wild turkey (*Meleagris gallopavo*) still abound. Hence the work in the mountains has

to increase, and it is certain that many surprises await. We hope that soon we will be able to hear the howling of the wolf in JBR, one of the last wilderness areas of Mexico.

References

Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 148: 377-78.

Araiza, M., L. Carrillo, R. List, E. Martínez, P. Martínez, O. Moctezuma, N. Sánchez, and J. Servín. 2007. Informe Final del Taller para la reintroducción del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en México. El Manzano, Nuevo León, Mexico, March 8, 2006.

Ceballos, G. 1999. Conservación de los Mamíferos de México. *Biodiversitas* 27: 6-7.

Ceballos, G., A. Davidson, R. List, J. Pacheco, P. Manzano, G. Santos, and J. Cruzado. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *Plos ONE* 5: e8562. doi:10.1371/journal.pone.0008562.

Ceballos, G., and F. Ecardi. 2003. *Animales de México en Peligro de Extinción*. Mexico D.F., Mexico: Fundación Alejo Peralta.

Ceballos, G., R. List, A. D. Davidson, E. L. Fredrickson, R. Sierra Corona, L. Martínez, J. E. Herrick, and J. Pacheco. 2009. Grasslands in the borderlands: Understanding coupled natural-human systems and transboundary conservation. In *Conservation of Shared Environments: Learning from the United States and Mexico*, ed. L. López-Hoffman, E. D. McGovern, R. G. Varady, and Karl W. Fliesla (pp. 188-203). Tucson: University of Arizona Press.

Ceballos, G., R. List, S. Najera, P. Manzano, J. Pacheco, O. Moctezuma, M. Royo, M. A. Cruz, and O. Garcia. 2006. Estudio previo justificativo para el establecimiento del área natural protegida Reserva de la Biosfera Janos, Mexico D.F., Mexico: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.

Ceballos, G., R. List, J. Pacheco, P. Manzano, G. Santos, and M. Royo. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: Diversity and conservation of the grassland ecosystem in northwestern Chihuahua, Mexico. In *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*, ed. J.L.E. Cartron, G. Ceballos, and R. Felger (pp. 425-38). Oxford, UK: Oxford University Press.

Ceballos, G., E. Mellink, and L. Hanebury. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs (*Cynomys mexicanus* and *C. ludovicianus*) in Mexico.

The restoration of JBR's ecosystems and ecosystem services is directly linked to a better use and management of the land and research focused toward understanding the interaction between biodiversity and productive activities.

Biological Conservation 63: 105-12.

Ceballos, G., J. Pacheco, and R. List. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments* 41: 161-72.

Ceballos, G., and D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. In *Topics in Latin American Mammals: Ecology, Evolution and Education*, ed. M. A. Mares and D. J. Schmidly (pp. 167-98). Norman: University of Oklahoma Press.

Clark, T. W. 1999. Conservation biology of the black-footed ferret *Mustela nigripes*. *Special Scientific Report No. 3*. Jersey, Channel Islands: Wildlife Preservation Trust.

CONABIO. 2000. *Regiones Prioritarias Terrestres de México*. Mexico D.F., Mexico: CONABIO.

Davidson, A. D., E. Ponce, D. C. Lightfoot, E. L. Fredrickson, J. H. Brown, J. Cruzado, S. L. Brantley, R. Sierra, R. List, D. Toledo, and G. Ceballos. 2010. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock. *Ecology* (in press).

Di Peso, C. C., J. B. Rinaldo, and G. J. Fenner. 1973. *Casas Grandes, a Fallen Trading Center of the Grand Chichimeca*. Flagstaff, AZ: Northland Press.

Diario Oficial de la Federación. 2009. Decreto por el que se declara como área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la zona conocida como Janos, localizada en el Municipio de Janos, en el Estado de Chihuahua. *Diario Oficial de la Federación* (pp. 9-18). December 8, 2009.

Dinerstein, E., D. Olson, J. Atchley, C. Loucks, S. Contreras-Balderas, R. Abell, E. Iñigo, E. Enkerlin, C. E. Williams, and G. Castilleja. 1996. *Ecoregional-based Conservation in the Chihuahuan Desert: A Biological Assessment and Biodiversity Vision*. Washington, DC: World Wildlife Fund.

Lammertink, J. M., J.A. Rojas Tomé, F. M. Casillas Orona, and R. L. Otto. 1997. *Situación y conservación de los bosques antiguos de pino-encino de la Sierra Madre Occidental y sus Aves Endémicas*. México, D.F., Mexico: Consejo Internacional para la Preservación de las Aves, Sección Mexicana.

Leopold, A. 1937. Conservationist in Mexico. *American Forests* 43: 118-21.

List, R. 2007. The impacts of the border fence on wild mammals. In *A Barrier to Our Shared Environment: The Border Wall between Mexico and the United States*, ed. A. Córdova and C. A. de la Parra (pp. 77-86). México, D.F. Mexico: SEMARNAT, Instituto Nacional de Ecología, El Colegio de la Frontera Norte.

———. 2009. División de un continente: La muralla entre México y Estados Unidos. *Revista Especies* (May-June): 16-22.

List, R., and M. Valdéz. 2009. Diagnóstico de la población del berrendo (*Antilocapra americana*) en la zona colindante entre México y Estados Unidos y sus potenciales afectaciones por el muro fronterizo. Proyecto INE/A1-019/2009. Unpublished technical report presented to the National Institute of Ecology.

List, R., G. Ceballos, C. Curtin, P.J.P. Gogan, J. Pacheco, and J. Truett. 2007. Historic distribution and challenges to bison recovery in the northern Chihuahuan Desert. *Conservation Biology* 21: 1487-94.

List, R., J. Pacheco, and G. Ceballos. 1999. Status of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) in Mexico. *The Southwestern Naturalist* 44: 400-404.

List, R., O. Moctezuma, and M. Miller. 1998. What to protect in Chihuahua and Sonora. *Proceedings of the 9th US/Mexico Border States Conference on Recreation, Parks and Wildlife*. Tucson, Arizona, June 3-6.

List, R., P. Manzano-Fischer, and D. W. Macdonald. 2003. Coyote and kit fox diets in a prairie dog complex in Mexico. In *The Swift Fox: Ecology and Conservation of Swift Foxes in a Changing World*, ed. M. Sovada and L. Carbyn (pp. 183-88). Saskatchewan, Canada: University of Regina, Canadian Plains Research Center.

Manzano-Fischer, P., R. List, G. Ceballos,

- and J. L. Cartron. 2006. Avian diversity in a priority area for conservation in North America: The Janos-Casas Grandes Prairie Dog Complex and adjacent habitats of northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 3801-25.
- Manzano-Fischer, P., G. Ceballos, R. List, O. Moctezuma, and J. Pacheco. 2000. Janos-Nuevo Casas Grandes. In *Áreas de importancia para la conservación de las aves en México*, ed C. Arizmendi and L. Márquez Valdemar (pp. 171-72). México, D.F. Mexico: CONABIO.
- Manzano-Fischer, P., R. List, and G. Ceballos. 1999. Grassland birds in prairie-dog towns in northwestern Chihuahua, Mexico. *Studies in Avian Biology* 19: 263-71.
- McNicol, J. L. 2005. Burrowing owl (*Athene cunicularia*) nest site selection in relation to prairie dog colony characteristics and surrounding land-use practices in Janos, Chihuahua, Mexico. MS thesis, New Mexico State University, Las Cruces.
- Miller, B., G. Ceballos, and R. Reading. 1994. The prairie dog and biotic diversity. *Conservation Biology* 8: 677-81.
- Miller, B., R. Reading, J. Hoogland, T. Clark, G. Ceballos, R. List, S. Forrest, L. Harebury, P. Manzano, J. Pacheco, and D. Uresk. 2000. The role of prairie dogs as keystone species: A response to Stapp. *Conservation Biology* 14: 318-21.
- Minnis, R. E., and M. E. Whalen. 2003. The Casas Grandes community. *Archaeology Southwest* 17: 1-3.
- Santos Barrera, G., J. Pacheco, and G. Ceballos. 2008. Amphibians and reptiles associated to the prairie dog grasslands ecosystem and surrounding areas at the Janos-Casas Grandes Complex, northwestern Chihuahua, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 24: 125-38.
- University of Texas. 2010. *Presidio de San Felipe y Santiago de Janos Records*. Benson Latin American Collection, General Libraries, the University of Texas at Austin. Retrieved on February 16, 2010, from www.lib.utexas.edu/taro/utlac/00083/lac-00083p1.html.
- Villa R., B. 1955. Observaciones acerca de la última manada de berrendos (*Antilocapra americana*) en el Estado de Chihuahua, México. *Anales del Instituto de Biología* 26: 229-36.

Acknowledgments

We thank those who contributed to the establishment of the JBR: M. Alfaro, N. Barajas, S. Castro, E. Enkerlin, P. Manzano-Fisher, C. Nuggent, C. Jaquez, M. Royo, C. Sánchez Ibarra, and T. Sullivan, among many others. We thank those who contributed to research on the JBR: J. M. Kaplan Fund, UNAM-DGAPA, CONACYT, CONABIO, Defenders of Wildlife, the Dutch Embassy in Mexico, Environmental Flying Services, Ecociencia S.C., National Black-Footed Ferret Recovery Foundation, National Fish and Wildlife Foundation, Naturalia A.C., the People's Trust for Endangered Species, Phoenix Zoo, Research Ranch Foundation, U.S.A.I.D., U.S.F.W.S., Sky Island Alliance, the British Council, The Nature Conservancy, the Wildlands Project, T&E Inc., the Turner Foundation, and the Wildlife Conservation Research Unit.

RURIK LIST is a carnivore and conservation biologist, whose work focuses on research

and implementation of the conservation of carnivores and threatened species and their habitats; he is an associate professor at the Instituto de Ecología from the Universidad Nacional Autónoma de México; email: rlist@ecologia.unam.mx.

JESÚS PACHECO is an ecologist and conservation biologist from the Universidad Nacional Autónoma de México. His interests are in animal ecology, conservation biology, and reintroduction species of vertebrates; email: jpacheco@ecologia.unam.mx.

EDUARDO PONCE is a doctoral student at the Universidad Nacional Autónoma de México. His focus is on restoration and conservation of grassland ecosystems; email: reysahuaro@yahoo.com.

RODRIGO SIERRA-CORONA is a doctoral student at the Universidad Nacional Autónoma de México, and he is focused on the current environmental conditions of Mexican landscapes to understand the causes of degradation and to design long-term restoration and conservation strategies; email: lomogrande@hotmail.com.

GERARDO CEBALLOS is a professor at the Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. He started research in Janos in 1988 and is one of Mexico's leading conservationists and most prolific ecologists, with more than 200 scientific and outreach papers and 10 books; he has been involved in the creation of many protected areas including the first private biosphere reserve in Mexico; email: gceballo@ecologia.unam.mx.

Discusión

La investigación presentada en esta tesis documenta y sustenta los efectos que tienen herbívoros, tanto los nativos como domésticos, en los pastizales áridos del noroeste de México y, resalta los efectos que ha tenido la alteración del régimen natural de herbívora en los pastizales áridos. Con respecto al fuego, durante la investigación se determinó que el uso de fuego es por ahora una herramienta limitada y poco viable en la región ya que hasta el momento impera una percepción negativa por parte de las instituciones de gobierno y productores locales, además, la gran fragmentación de la región por la separación de propiedades privadas en potreros ganaderos cada vez más pequeños, impide la continuidad y acumulación de combustible necesario para recrear los efectos que tenían los regímenes naturales de fuego hace siglos, sin embargo, paralelamente a la elaboración del capítulo, se diseñó el “Plan de Manejo Integral de Fuego en la Reserva de la Biosfera Janos”, el cual es un instrumento de evaluación, planeación, gestión y aplicación del fuego. Dicho documento está integrado en el Plan de Manejo de la Reserva Ecológica El Uno. Del mismo modo, tanto el capítulo I y el II, fueron la base para justificar la regulación de herbívoros nativos y domésticos, así como el del uso de fuego como una herramienta de restauración, dentro del Plan de Manejo de la Reserva de la Biosfera Janos.

Los resultados obtenidos en los capítulos III y IV concuerdan con la literatura que reporta el efecto significativo que ha tenido la introducción de ganado y la eliminación de herbívoros nativos en los pastizales (Davidson y Lightfoot 1998, Davidson *et al.* 2012, Huntly e Inouye 1988, Bergstrom *et al.* 2013, Holechek *et al.* 2006). Los resultados de esta tesis apoyan la hipótesis de que los pastizales áridos del Desierto Chihuahuense responden de manera significativa y en un periodo corto de tiempo a la presencia o ausencia de ganado doméstico y de fauna nativa como el perrito de la pradera (Davidson *et al.* 2010). De manera similar a estudios previos (Weltzin *et al.* 1997, Ceballos *et al.* 2010), el Capítulo III demuestra el papel que tiene el perrito de la pradera en el establecimiento y crecimiento del mezquite, mediante sus hábitos de alimentación y defensa. El número de mezquites,

significativamente mayor en sitios donde el perrito de la pradera fue excluido, demuestra el efecto que esta especie de roedor tiene en el establecimiento y el crecimiento de especies leñosas. Un impacto similar ha sido documentado para otras especies de pequeños mamíferos en otras partes del mundo; por ejemplo, las vizcachas (*Lagostomus maximus*) en las Pampas argentinas, el canguro rata de Leseur (*Bettongia lesueur*) en Australia, la rata canguro (*Dipodomys* spp.) en Norteamérica, reducen significativamente el establecimiento y expansión de especies leñosas mediante el consumo de individuos adultos y jóvenes, y también mediante el consumo de semillas (Davidson *et al.* 2012, Branch *et al.* 1999, Smith *et al.* 1999).

Se observó que el perrito de la pradera y el ganado doméstico tienen un impacto combinado en la vegetación y que pueden establecer relaciones mutualistas si la abundancia de los dos es controlada. A partir de los resultados se generó un modelo conceptual (capítulo III y IV) se determinó que: 1) El ganado tiene un impacto en la vegetación herbácea principalmente por sus hábitos de alimentación y el pisoteo que hacen cuando se alimentan, 2) los perritos de la pradera tienen un impacto en el pastizal principalmente por la cantidad de minerales y nutrientes que remueven para la construcción de sus madrigueras y por su efecto sobre especies leñosas, 3) Tanto los perritos de la pradera como el ganado se afectan mutuamente, y en su interacción tienen un impacto combinado en la vegetación, 4) mientras que la abundancia de ambas especies puede ser controlada por el humano, es posible tener un impacto controlado determinando los efectos que estas especies tienen en el pastizal. La relación observada entre el perrito de la pradera y el ganado es similar a las asociaciones establecidas con el bisonte y el berrendo. Las actividades de alimentación y la construcción de sistemas subterráneos de madrigueras donde habitan los perritos de la pradera incrementa la calidad nutricional de las plantas asociadas a las colonias de perrito de la pradera, lo que atrae a grandes herbívoros como bisonte y ganado doméstico que selecciona específicamente el borde de las colonias activas para alimentarse de ciertas especies vegetales (Coppock *et al.* 1983, Krueger 1986, Guenther y Detling 2003, Sierra-Corona *et al.* 2015). Por su parte los grandes herbívoros, al alimentarse en los bordes de las colonias reducen la altura de la

vegetación, lo que permite una mayor detectabilidad de depredadores por parte del perrito de la pradera y por consecuencia, aumentando la abundancia y el tamaño de la colonia (Davidson *et al.* 2010, Coppock *et al.* 1983, Lloyd *et al.* 2013, Cheng y Ritchie 2006). De esta manera, la presencia moderada de ganado doméstico en pastizales puede incrementar el impacto que tiene este roedor en el establecimiento y el crecimiento de especies leñosas como el mezquite y el popotillo, especies comunes en la región.

Sin embargo, es claro que el efecto que tienen tanto especies nativas como introducidas, puede variar significativamente dependiendo de otras variables como el tipo de suelo, variaciones ambientales anuales y cíclicas (ej. el fenómeno del niño), especies involucradas y el manejo que se dé a cada sitio (Milchunas *et al.* 1989, Augustine y McNaughton 2006, Bakker *et al.* 2006, Towne *et al.* 2005, Derner *et al.* 2009, Augustine y Springer 2013). De esta manera los efectos del perrito de la pradera y el ganado pueden ser positivos, negativos o neutrales dependiendo del lugar y el tiempo en el que se presenta la herbivoría; mientras que con un manejo moderado de ganado (la cantidad necesaria de ganado para consumir 40% o menos de la biomasa disponible), los efectos pueden ser positivos para las especies vegetales y el perrito de la pradera. Por el contrario, si el consumo de vegetación por parte del ganado sobrepasa el 40%, los efectos pueden tornarse negativos para el pastizal ya que se remueve una gran cantidad de biomasa vegetal, aumenta de manera significativa el número de perritos de la pradera, comprometiendo la producción ganadera a mediano plazo (Derner *et al.* 2006, Holechek *et al.* 2006). Por ejemplo, los datos presentados en los capítulos III y IV muestran que el ganado tiene un efecto más pronunciado en el aumento de la abundancia del perrito de la pradera y el consecuente crecimiento de sus colonias durante años húmedos (e.g. más de 300 mm de precipitación anual). Por el contrario, durante años secos, el efecto tanto del perrito de la pradera como del ganado es menor ya que la producción vegetal es muy limitada y la abundancia de perrito de la pradera muy baja (Guenther y Detling 2003, Lloyd *et al.* 2013, Facka 2010). Es fundamental conocer esta variación espacial y temporal para establecer acciones de manejo más acorde a cada sitio

donde co-existen herbívoros nativos e introducidos.

Implicaciones para la conservación de los pastizales áridos

Los efectos directos e indirectos de las actividades humanas seguirán teniendo un efecto significativo en la cantidad y calidad de los servicios ambientales que brindan a nivel local, regional y global. La degradación y destrucción de los pastizales a nivel mundial representa no solamente la pérdida de diversidad biológica, sino además es una amenaza seria para el futuro de la humanidad ya que los pastizales proveen una gran cantidad de alimento para el planeta (Millennium Ecosystem Assessment 2005). La pérdida de perritos de la pradera y el manejo excesivo e inadecuado de los pastizales ha resultado en la transformación gradual de pastizales a matorrales con la consecuente reducción de los servicios ambientales que proveen, tal como la reducción de forraje (pasto) para el ganado, la reducción en la captación de carbón, la estabilidad de suelos, infiltración de agua y la pérdida de diversidad biológica (Martínez-Estévez *et al.* 2014). El calentamiento global es otra amenaza que enfrentan las zonas áridas del Desierto Chihuahuense, se espera que las condiciones de aridez y sequía prevalezcan y sean cada vez más intensas en 2055 (Peterson 2002). Si el patrón de uso de los pastizales y eliminación de fauna continúa, los efectos de la sequía pueden incrementar de manera significativa la amenaza para los frágiles pastizales del Desierto Chihuahuense.

Sin embargo, a pesar de la importancia biológica que tienen los perritos de la pradera y el ganado doméstico (manejo moderado o conservador), el manejo tradicional de ganado ha promovido la erradicación de especies nativas que son consideradas como plagas (Delibes-Mateos *et al.* 2011, Davidson *et al.* 2012). Afortunadamente, en las últimas décadas ha aumentado la evidencia científica sobre el papel que juegan los herbívoros nativos y el ganado doméstico en los pastizales de norteamérica. Al mismo tiempo, se ha usado esta información para realizar intervenciones en planes o estrategias de manejo para aumentar la productividad del sistema, pero además para promover al mismo tiempo la conservación de áreas relativamente bien conservadas y la restauración en sitios

previamente degradados por las condiciones de manejo. Las consecuencias de la degradación de los pastizales pueden ser desastrosas para las sociedades humanas ya que de continuar usando los recursos de manera inadecuada, la cantidad y calidad de los servicios ambientales se reducirá drásticamente afectando comunidades a nivel local y regional. El futuro de los pastizales depende enteramente en la regulación de las actividades productivas que se desarrollan en estos lugares, es necesario integrar la visión de la conservación de las praderas en la visión de desarrollo y uso de los ecosistemas. El comprender la relación entre los regímenes de herbivoría y fuego ante todos los posibles escenarios climáticos y biológicos de una región, nos permitirá diseñar mejores estrategias de manejo que mantengan a largo plazo la continuidad de los ecosistemas (Miller 2003, Kauffman 2004, Kelly *et al.* 2011, Mori 2011). El manejo y conservación a largo plazo de los ecosistemas requiere de un amplio entendimiento de los patrones y procesos que han determinado la estructura y composición de los mismos así como del efecto humano y cambio climático (Loucks *et al.* 1985, Ewing y Engle 1988, Briggs *et al.* 1994, Turner y Dale 1998, Keeley y Fortheringham 2003, Morgan *et al.* 2003, McKenzie *et al.* 2004, Engle *et al.* 2008, Turner 2010).

Conclusiones

El manejo sustentable de ganado, el manejo de poblaciones silvestres de fauna como el perrito de la pradera, así como un manejo adaptativo que responda a variaciones ambientales y fluctuaciones en las poblaciones del perrito de la pradera, representa una oportunidad para promover la conservación de la diversidad biológica, la restauración de los pastizales mientras se mantiene una productividad suficiente para beneficiar a los pobladores locales que dependen de los servicios ambientales que brindan los pastizales. Por ejemplo, el reducir la presión del ganado en los pastizales permite la recuperación de pastos nativos, que gradualmente van cubriendo los suelos y acumulando material orgánica que permitirá recuperar combustible para implementar quemas controladas que simulen los incendios que han co-existido en los pastizales y que son capaces de eliminar arbustos o

plantas sensibles a altas temperaturas. A su vez, la recuperación de perrito de la pradera permitirá contener la expansión de mezquite y mantener la heterogeneidad espacial y la diversidad biológica de los pastizales. La conservación de los pastizales, y del resto de ecosistemas, no sólo implica la conservación de lugares bien preservados sino también la conservación de los procesos ecológicos que han co-existido en los pastizales de Norteamérica. Para conocer con detalle el papel de los procesos como la herbivoría, fuego y ciclos climáticos es necesario continuar la investigación de tales efectos. El comprender el efecto de la herbivoría de cada región nos permitirá diseñar mejores estrategias de manejo que mantengan a largo plazo la continuidad de los ecosistemas. La presente investigación contribuye no sólo al conocimiento sobre el papel de la herbívora en los pastizales áridos, sino que brinda las bases científicas para demostrar la importancia de mantener especies amenazadas como el perrito de la pradera.

El Desierto Chihuahuense puede mantener poblaciones viables de fauna silvestre y ser utilizadas como tierras ganaderas, siempre y cuando la abundancia de ambos grupos sea manejada de tal manera que los efectos interactivos promuevan la heterogeneidad ambiental y la diversidad biológica, controlen la expansión de especies leñosas y se mantenga la provisión de servicios ambientales. En un paisaje dominado por el humano, es necesario que las políticas de manejo se basen en datos científicos sólidos para establecer mejores estrategias de conservación de los ecosistemas y que integren las necesidades ecológicas y sociales enfocadas en restaurar y conservar la buena salud de los ecosistemas a largo plazo. Es urgente hacer compatibles las estrategias de conservación con las estrategias producción agropecuarias, y esto solamente será posible integrando el conocimiento de ambas disciplinas, para lo cual es indispensable fomentar la participación social, institucional y gubernamental para diseñar, difundir y aplicar mejores prácticas de manejo que incluyan la conservación de los procesos ecológicos de los que dependen los ecosistemas, con el objetivo de mantener los servicios ambientales que nos brindan los desiertos y pastizales. Es indispensable cambiar el paradigma de manejo del fuego y la herbivoría, fomentar la participación social,

institucional y gubernamental para diseñar, difundir y aplicar mejores prácticas de manejo, que incluyan la conservación de los procesos ecológicos de los que dependen los ecosistemas, con el objetivo de mantener los servicios ambientales a largo plazo. Es necesario que las políticas de manejo se basen en datos científicos sólidos para establecer mejores estrategias de manejo de los ecosistemas, políticas que integren las necesidades ecológicas y sociales enfocadas en restaurar y conservar la buena salud de los ecosistemas a largo plazo. La presente tesis brinda las bases para comprender el papel ecológico estratégico que tienen los herbívoros, tanto silvestres como domésticos, y el fuego en la estructura de los pastizales áridos del Desierto Chihuahuense.

Literatura citada

- Davidson A.D. y Lightfoot D.C. 1998. Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland. *Journal of Arid Environment* 72: 1133-45.
- Davidson A., Detling J. y Brown J. 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 477-85.
- Huntly N. e Inouye R. 1988. Pocket Gophers in Ecosystems: Patterns and Mechanisms. *BioScience*. 38: 786-93.
- Bergstrom B.J., Arias L.C., Davidson A.D., Ferguson A.W., Randa L. y Sheffield S.R. 2013. License to kill: reforming federal wildlife control to restore biodiversity and ecosystem function. *Conservation Letters* 00: 1-12.
- Holechek J.L., Baker T.T., Boren J.C., Galt D. y Holechek B.J. 2006. Grazing Impacts on Rangeland Vegetation: What We Have Learned? *Rangelands* 28: 7-13.
- Davidson A., Ponce E., Lightfoot D.C., Fredrickson E., Brown J.H., Cruzado J., *et al.* 2010. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock. *Ecology* 91: 3189-3200.
- Weltzin J.F., Archer S. y Heitschmidt R.K. 1997. Small-Mammal Regulation of Vegetation Structure in a Temperate Savanna. *Ecology* 78: 751-63.
- Ceballos G., Davidson A., List R., Pacheco J., Manzano-Fischer P., Santos-Barrera G., *et al.* 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PLoS One* 5(1):e8562.
- Smith A.T. y Foggin J.M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Animal Conservation* 2: 235-40.
- Branch L.C., Hierro J.L. y Villarreal D. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41: 173-82.

- Lloyd N., Moehrensclager A., Smith D.H. y Bender D. 2013. Food limitation at species range limits: Impacts of food availability on the density and colony expansion of prairie dog populations at their northern periphery. *Biological Conservation* 161: 110–7.
- Cheng E. y Ritchie M.E. 2006. Impacts of simulated livestock grazing on Utah prairie dogs (*Cynomys parvidens*) in a low productivity ecosystem. *Oecologia*. 147: 546–55.
- Guenther D. y Detling J.K. 2003. Observations of cattle use of prairie dog towns. *Journal of Range Management* 56: 410–7.
- Sierra–Corona R., Davidson A., Fredrickson E., Luna-Soria H., Suzan-Azpiri H., Ponce-Guevara E. y Ceballos G. 2015. Black-Tailed Prairie Dogs, Cattle, and the Conservation of North America’s Arid Grasslands. *PLoS ONE* 10(3): e0118602.
- Coppock J.E., Ellis J.E., Detling J.K. y Dyer M.I. 1983. Plant-Herbivore Interactions in a North American Mixed-Grass Prairie II. Responses of Bison to Modification of Vegetation by Prairie Dogs. *Oecologia* 56: 10–5.
- Krueger K. 1986. Feeding Relationships Among Bison, Pronghorn, and Prairie Dogs: An Experimental Analysis. *Ecology* 67: 760–70.
- Facka A.N., Roemer G.W., Mathis V.L., Kam M. y Geffen E. 2010. Drought Leads to Collapse of Black-Tailed Prairie Dog Populations Reintroduced to the Chihuahuan Desert. *Journal of Wildlife Management* 74: 1752–62.
- Augustine D. y McNaughton S. 2006. Interactive Effects of Ungulate Herbivores, Soil Fertility, and Variable Rainfall on Ecosystem Processes in a Semi-Arid Savanna. *Ecosystems* 9: 1242–56.
- Bakker E., Ritchie M y Olf H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780–8.
- Augustine D.J. y Springer T.L. 2013. Competition and facilitation between a native and a domestic herbivore: trade-offs between forage quantity and quality. *Ecological Applications* 23: 850–63.
- Baker B.W., Augustine D.J., Sedgwick J.A. y Lubow B.C. 2013. Ecosystem engineering varies spatially: a test of the vegetation modification paradigm for prairie dogs. *Ecography* 36: 230–9.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Chapman P.L. y Mohammad K. 1989. Effects of Grazing, Topography, and Precipitation on the Structure of a Semiarid Grassland. *Vegetatio* 80: 11–23.
- Derner J., Detling J. y Antolin M. 2006. Are Livestock Weight Gains Affected by Black-Tailed Prairie Dogs? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 459–64.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Martínez-Estévez L., Balvanera P., Pacheco J. y Ceballos G. 2013. Prairie dog decline reduces the supply of ecosystem services and leads to desertification of semiarid grasslands. *PLoS One* 8(10):e75229.
- Peterson A.T., Ortega-Huerta M.A., Bartley J., Sanchez-Cordero V., Soberón J., Buddemeier R.H. y Stockwell D.R. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change. *Nature* 416: 626–29.
- Delibes-mateos M., Smith A.T., Slobodchikoff C.N. y Swenson J.E. 2011. The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation* 144: 1335–46.

- Towne G.E., Hartnett D.C. y Cochran R.C. 2005. Vegetation trends in tallgrass prairie from bison and cattle grazing. *Ecological Applications* 15: 1550–9.
- Gordon I.J., Hester A.J. y Festa-Bianchet M. 2004. The Management of Wild Large Herbivores to Meet Economic, Conservation and Environmental Objectives. *Journal of Applied Ecology*. 41: 1021–31.
- [Miller C. 2003. Simulation of effects of Climate Change on fire régimes.](#) En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Kauffman J.B. 2004. Death Rides the Forest: Perceptions of Fire, Land Use, and Ecological Restoration of Western Forests. *Conservation Biology* 18: 878–82.
- Kelly L.T., Nimmo D.G., Spence-Bailey L.M., Haslem A., Watson S.J., Clarke M.F. y Bennett A.F. 2011. Influence of fire history on small mammal distributions: insights from a 100-year post-fire chronosequence. *Diversity and Distributions* 17: 462–73.
- Mori A.S. 2011. Ecosystem management based on natural disturbances: hierarchical context and non-equilibrium paradigm. *Journal of Applied Ecology* 48: 280–92.
- Loucks O.L., Plumb-Mentjes M.L. y D. Rogers. 1985. Gap Processes and Large-Scale Disturbances in Sand Prairies. En: White P.S. y Pickett S.T. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patchy Dynamics*. Academic Press. USA.
- Ewing A.L. y Engle D.M. 1988. Effects of Late Summer Fire on Tallgrass Prairie Microclimate and Community Composition. *American Midland Naturalist* 120: 212-223.
- Briggs JM, Knapp AK, Blair JM, Heisler JL, Hoch G, Lett MS, *et al.* An Ecosystem in Transition: Causes and Consequences of the Conversion of Mesic Grassland to Shrubland. *Bioscience*. 2005;55(3):243.
- Turner, M.G., y V.H. Dale. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems* 1: 493-496.
- Turner, M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833–2849.
- Keeley J.E. y Fortheringham C.J. 2003. Impact of past, present, and future fire regimes on North American Mediterranean Shrublands. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- Morgan P., Defossé G.E. y N.F. Rodríguez. 2003. Management implications of fire and Climate changes in the Western Americas. En: Veblen T.T., Baker W.L., Montenegro G. y Swetnam T.W. (eds). *Fire and climatic change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer. USA.
- McKenzie D., Gedalof Z., Peterson D.L. y P. Mote. 2004. Climatic Change, Wildfire, and Conservation. *Conservation Biology* 18: 890–902.
- Engle D.M., Fuhlendorf S.D., Roper A. y Leslie D.M. 2008. Invertebrate Community Response to a Shifting Mosaic of Habitat. *Rangeland Ecology and Management* 61: 55–62.

Once you free your mind about the concept about harmony,
you can do whatever you want.

GIOVANNI GIORGIO

La voluntad es algo muy especial.
Ocurre misteriosamente.
No hay en realidad manera de decir como la usa uno,
excepto que los resultados de usar a voluntad
son asombrosos.

JUAN MATUS

Al final,
lo que hay que soñar,
hay que vivirlo.

CHICO TRUJILLO

