



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efectos del pastoreo sobre la diversidad vegetal del
pastizal semiárido de Concepción Buenavista, Oaxaca,
México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CARMEN VÁZQUEZ RIBERA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
2020**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos

1. Datos del alumno

Vázquez

Ribera

Carmen

5552868237

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

312596848

2. Datos del tutor

Dr.

Carlos

Martorell

Delgado

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Rurik Hermann

List

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Dr.

José Alejandro

Zavala

Hurtado

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Francisco Javier

Espinosa

García

6. Datos del sinodal 4

Dra.

María del Consuelo

Bonfil

Sanders

7. Datos del trabajo escrito

Efectos del pastoreo sobre la diversidad vegetal del pastizal semiárido de Concepción

Buenavista, Oaxaca, México

66 p

2020

Agradecimientos

Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de la tesis.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por el apoyo otorgado al proyecto PAPIIT-IN212618, con el cual se financió este proyecto.

A mis sinodales, el Dr. Rurik Hermann List Sánchez, el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, y el Dr. Francisco Javier Espinosa García, por sus invaluable contribuciones y comentarios.

A Diego García Meza por el apoyo técnico en campo y en el laboratorio. A Marco Antonio Romero Romero por el apoyo técnico en el laboratorio.

Agradecimientos personales

A Carlos, por ser un ejemplo y un gran maestro. Trabajar contigo deja una marca permanente en mi quehacer científico. Agradezco tu generosidad, tu rigor, tu paciencia, tu entusiasmo, y tu curiosidad eterna. Gracias por recibirme en el laboratorio, por enseñarme tantas cosas, por tus grandes selecciones musicales en campo, y por ser un gran científico en todo el sentido de la palabra.

A Ale, Diego, y Vero, por ser los mejores hermanos mayores y amigos en el laboratorio. Aprendí mucho de ustedes. Gracias por la paciencia y toda la ayuda, por todas las plantas que me enseñaron a identificar, y por la diversión en campo. También gracias a Ian, Alba, y Valentina. Me sentí en casa en el laboratorio y en campo gracias a todos ustedes, y me alegra mucho tenerlos como amigos.

A Jorge Meave, Jaime Zúñiga, Teresa Valverde, Edgar González, Consuelo Bonfil, y Eduardo Pérez por darnos un taller tan formativo y una gran bienvenida a la ciencia, y a Marco por ser la primera sonrisa del laboratorio en la mañana. Esta tesis también es gracias a sus comentarios y sugerencias.

A Nona por todo el cariño y la hospitalidad, que para mi se convirtieron en sinónimo de las salidas a Concepción. A la comunidad de Concepción Buenavista por permitirnos hacer este trabajo y por siempre recibirnos generosamente.

A Cris por ser mi guía número uno desde el día cero, y también a Fer por ser grandes mentoras desde ese primer recorrido que me dieron en la facultad.

A Mariana, Gerardo, Saúl, Rodrigo, Enya, y Sebastián por ser los mejores compañeros de aventuras. Me siento muy suertuda y feliz de tenerlos en la vida, y de que hayamos podido crecer de la mano estos años, que para mi son inimaginables sin ustedes.

A mis padres Eulalia y Lorenzo por todo el amor y la guía. Ustedes son mis mayores ejemplos. A María, por ser mi compañera en todas las cosas. A Anna y Ángel por ser mis otros papás, a mis abuelos por el cariño infinito, y de paso también a la Pandilla de Matehuala extendida por ser mi familia en todo el sentido de la palabra.

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción	3
1.1 Hipótesis de compensación insuficiente.....	3
1.2 Hipótesis de atenuación de la competencia	5
1.3 Hipótesis de evolución convergente.....	6
1.4 Objetivos.....	8
1.5 Hipótesis y predicciones.....	9
2. Métodos.....	11
2.1 Sitio de estudio	11
2.2 Métodos de campo.....	12
2.3 Análisis estadísticos.....	14
2.3.1 Diversidad.....	16
2.3.2 Composición.....	18
3. Resultados.....	23
3.1 Biomasa en pie.....	23
3.2 Diversidad a lo largo del gradiente de pastoreo	23
3.3 Diversidad a través del tiempo	26
3.4 Anidamiento	28
3.5 Determinantes de la frecuencia.....	29
3.6 Recambio de especies.....	31
4. Discusión.....	34
4.1 Biomasa en pie.....	34
4.2 Efectos del pastoreo sobre la diversidad.....	34
4.2.1 Diversidad a lo largo del gradiente de pastoreo	34
4.2.2 Diversidad a través del tiempo	37
4.3 Efectos del pastoreo en la composición.....	38
4.4 Sobre los mecanismos	39
4.5 Implicaciones para el manejo	42

Literatura citada.....	45
Anexos.....	53

Resumen

El ganado doméstico es uno de los principales reguladores de la diversidad de los pastizales y este fenómeno está mediado por la productividad del ecosistema. Hay tres hipótesis que engloban lo que se ha planteado al respecto. Una de ellas es que el pastoreo provoca la extinción de especies de plantas que no pueden compensar la remoción de biomasa en sitios de productividad baja, reduciendo la riqueza de especies. La segunda hipótesis plantea que el ganado aumenta la diversidad de plantas por medio de la atenuación de la competencia entre ellas, especialmente en ambientes productivos. Por último, se ha planteado que los atributos de las plantas que permiten tolerar estrés ambiental, particularmente el hídrico, son los mismos atributos que permiten tolerar el pastoreo, por lo que en ambientes poco productivos el ganado puede no tener efectos en la diversidad. La mayoría de los estudios que han puesto a prueba estas ideas se han realizado en escalas espaciales grandes. En este trabajo se pusieron a prueba estas hipótesis en una escala local. El sitio de estudio es un pastizal semiárido en Oaxaca. Se realizó un experimento de exclusiones en el que se registraron la diversidad y la composición anualmente a lo largo de 17 años. Además, puesto que la relación entre la intensidad del pastoreo y la diversidad puede informar sobre los mecanismos subyacentes al efecto del pastoreo, un año se midió la riqueza de especies a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo. También se tomó en cuenta un gradiente de productividad, correlacionado con la profundidad del suelo.

La mayoría de los resultados apoyaron la hipótesis de atenuación de la competencia. La diversidad de plantas aumentó con la intensidad de pastoreo, especialmente en suelos profundos. Sin embargo, la evidencia no permitió concluir sobre si existe una interacción entre la productividad y la intensidad del pastoreo. La diversidad disminuyó dentro de las exclusiones en comparación con fuera de ellas en condiciones de productividad alta. Este efecto se revirtió en condiciones de baja productividad. Usando datos publicados sobre la competitividad de las especies del pastizal, se encontró que, conforme aumentó la intensidad de pastoreo, la riqueza aumentó debido a la incorporación a la comunidad de especies menos competitivas. La evidencia sugirió que este patrón fue más fuerte en productividad alta, pero no de forma concluyente. Por lo tanto, en condiciones de alta productividad, los efectos del pastoreo en la diversidad y composición local fueron

consistentes con la atenuación de la competencia, donde los herbívoros limitan a las especies más competitivas. Esto evita la exclusión competitiva y favorece la coexistencia. Se observaron en escala pequeña los mismos efectos de la productividad que se han reportado a escalas mucho mayores. Los resultados sugieren que excluir el ganado puede perjudicar los esfuerzos de conservación de la diversidad cuando las plantas están en sitios productivos, pero en condiciones limitantes el ganado debe mantenerse en densidades bajas para preservar la diversidad.

1. Introducción

En ecología se han estudiado ampliamente los efectos que tiene la depredación sobre la comunidad de presas. Las consecuencias de este tipo de interacción han mostrado ser muy variadas dependiendo de las múltiples condiciones en las que ocurre. La herbivoría, siendo un tipo de depredación, tiene por lo tanto un papel importante en la estructuración de las comunidades vegetales. El pastoreo de ganado doméstico es un tema relevante en ecología, dado que es uno de los principales tipos de uso de suelo a nivel mundial (Díaz et al. 2007; Wang et al. 2019), y es una fuente importante de herbivoría. El pastoreo se desarrolla en una gran variedad de comunidades vegetales, aunque los pastizales naturales o inducidos son quizá los sistemas que están sujetos a mayores presiones por el ganado.

La herbivoría puede tener efectos muy variados en la diversidad y composición de las comunidades vegetales (Milchunas et al. 1988; Belsky 1992; Olf y Ritchie 1998; Proulx y Mazumder 1998; Bakker et al. 2006). En algunos casos la herbivoría, y de forma más particular el pastoreo, provoca reducciones en la diversidad, mientras que en otros casos provoca aumentos o no tiene un efecto sobre esta propiedad de la comunidad (Olf y Ritchie 1998; Xiong et al. 2016). Lo mismo puede decirse sobre sus efectos en la composición (Cingolani et al. 2005; Lunt et al. 2007). Esta falta de uniformidad se ha tratado de explicar señalando que los efectos del pastoreo dependen de las características del sistema en cuestión. Entre éstas se encuentra la productividad del ambiente, la intensidad del pastoreo, el tipo de interacciones planta-planta presentes en la comunidad, y los rasgos o estrategias de las plantas (Milchunas et al. 1988; Olf y Ritchie 1998; Cingolani et al. 2005; Seymour et al. 2010; Eldridge et al. 2016). Bajo distintas circunstancias, el pastoreo puede promover o impedir las extinciones locales a través de diferentes mecanismos. Éstos interactúan de diferentes maneras, que pueden englobarse en tres hipótesis generales que llamaremos aquí hipótesis de compensación insuficiente, de atenuación de la competencia, y de evolución convergente.

1.1 Hipótesis de compensación insuficiente

Una de las principales razones por las que se propone que el pastoreo puede reducir la diversidad es que las plantas no pueden compensar la pérdida de biomasa ocasionada por la herbivoría (Olf y Ritchie 1998; Chase et al. 2002). Las especies que son incapaces de realizar dicha compensación sólo pueden estar presentes donde el ganado es escaso o está ausente. Este mecanismo operaría como un regulador de la diversidad especialmente importante en áreas donde las plantas están sujetas a condiciones que limitan su crecimiento: un ambiente limitante impide más fuertemente que las plantas puedan reponer la biomasa perdida por la herbivoría. Consecuentemente, se ha propuesto que la productividad, o la tasa de producción de biomasa de la vegetación por unidad de área, puede explicar los efectos diferenciales del pastoreo observados en distintas comunidades vegetales (Milchunas et al. 1988; Proulx y Mazumder 1998; Bakker et al. 2006; Burkepile et al. 2017). En buena parte de la literatura, los efectos del pastoreo no se expresan directamente en términos de la productividad, sino de otras variables correlacionadas con ésta. Dada la importancia de la ganadería en sistemas áridos, la escasez de agua se considera central en el estudio de los efectos del pastoreo en la diversidad vegetal. Puesto que el estrés hídrico es una limitante importante en el crecimiento de las plantas, la disponibilidad de agua, y su cualidad de recurso limitante en ciertos ambientes, es un buen indicador de la productividad (Milchunas et al. 1988; Díaz et al. 2007; Odriozola et al. 2017; Rota et al. 2017).

La hipótesis de compensación insuficiente plantea entonces que, en ambientes de productividad baja, los efectos de la herbivoría sobre la diversidad son negativos como resultado de la extinción de las especies incapaces de reponer la biomasa consumida por el ganado (Proulx y Mazumder 1998; Chase et al. 2002) o perdida a causa de otros efectos como el pisoteo o la cobertura por excremento (Augustine y McNaughton 1998). Aunque el análisis de Proulx y Mazumder considera diferentes tipos de ecosistemas, el patrón se ha propuesto también específicamente para pastizales (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005). A partir de esta hipótesis se esperaría que la diversidad aumentara gradualmente a lo largo de un gradiente de productividad, ya que en ambientes productivos podrían persistir en la comunidad especies que en otras condiciones serían incapaces de compensar la herbivoría. Esto implicaría que las especies que conforman las comunidades de los sitios menos productivos (que son las que tienen mayor capacidad de compensación) son un

subconjunto de aquéllas que se encuentran en condiciones cada vez más benignas. Esto se conoce como un patrón anidado a lo largo del gradiente de productividad (Ulrich y Almeida-Neto 2012).

1.2 Hipótesis de atenuación de la competencia

La atenuación de la competencia entre las presas es otro mecanismo a través del cual se plantea que pueden ser explicados los efectos de los depredadores (Olf y Ritchie 1998; Chase et al. 2002; Odriozola et al. 2017). La depredación podría contribuir al mantenimiento de la diversidad al favorecer la coexistencia de especies que compiten entre sí. Sin embargo, esto no sucede bajo cualquier circunstancia. La depredación puede aumentar la diversidad de presas dependiendo de cómo afecta la relación entre la competencia intra e interespecífica de las mismas, o de si los depredadores prefieren o no a las especies más competitivas (Chesson 2000; Chase et al. 2002; Odriozola et al. 2017).

Cuando los efectos que tiene el pastoreo en la diversidad de las comunidades vegetales son positivos, generalmente se piensa que es resultado de la atenuación de las interacciones de competencia entre las especies de plantas (Milchunas et al. 1988; Collins et al. 1998; Cingolani et al. 2005; Bakker et al. 2006; Schultz et al. 2011). Una vez más, la productividad juega un papel importante puesto que se ha encontrado que este efecto positivo ocurre principalmente en ambientes productivos (Proulx y Mazumder 1998; Schultz et al. 2011; Burkepile et al. 2017; Odriozola et al. 2017). En estos ambientes existen menores limitaciones ambientales para el crecimiento de las plantas, especialmente en relación a la disponibilidad de agua y nutrientes. Las poblaciones de plantas pueden entonces crecer hasta agotar otros recursos, que entonces se convierten en limitantes, y compiten por ellos (Olf y Ritchie 1998). Por ejemplo, en el caso de pastizales y demás ambientes donde principalmente hay pastoreo de ganado doméstico, estos recursos suelen ser la luz y el espacio (Borer et al. 2014; Burkepile et al. 2017).

La competencia por luz se ha propuesto como un mecanismo importante en la estructuración de pastizales y otros ecosistemas de alta productividad (Borer et al. 2014). Los casos donde la diversidad se ha visto favorecida en presencia de pastoreo se presentan en condiciones de alta productividad, por lo que podría haber competencia por luz. En estas

condiciones, se atribuye al pastoreo la capacidad de limitar el crecimiento de las especies con mayor capacidad para competir por la luz, y esto evita que excluyan competitivamente a las peores competidoras (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005). Sin embargo, es importante recalcar que para que esta disminución de la competencia provoque un aumento de la diversidad, el ganado debe preferir a las especies que son mejores competidoras (Chesson 2000; Chase et al. 2002). El supuesto de que la capacidad de competir por luz conlleva mayor vulnerabilidad al pastoreo ha sido común en las explicaciones sobre los efectos del pastoreo por regulación de la competencia en ambientes con diferentes productividades (Milchunas et al. 1988; Chase et al. 2002; Díaz et al. 2007). La inversión en defensas químicas o físicas, representa un gasto energético para las plantas que suele ser a costa de sus tasas de crecimiento. Además, sus ventajas pueden ser limitadas cuando el ambiente es productivo y las mejores competidoras pueden compensar rápidamente con recrecimiento el tejido perdido (Augustine y McNaughton 1998).

En términos de la composición, la atenuación de la competencia también se vería reflejada en un patrón anidado. Sin embargo, en este caso las comunidades más pobres estarían compuestas por las especies que son las mejores competidoras, y en presencia de ganado se incorporarían a la comunidad las especies con menor capacidad para competir.

1.3 Hipótesis de evolución convergente

Explicar el efecto del pastoreo en la diversidad a través de los efectos que tiene en las características de las plantas presentes en la comunidad es otra aproximación relevante al tema. El enfoque en los atributos y las estrategias de las plantas ha sido utilizado en diferentes ocasiones (Grime 1974; Westoby 1998; Díaz et al. 2007). Se ha planteado que, dependiendo de la productividad del ambiente y de su historia particular de pastoreo, se han seleccionado ciertos atributos en la comunidad vegetal. Tanto las condiciones ambientales limitantes, particularmente la aridez, como el pastoreo seleccionan plantas de manera convergente. Es decir, en ambientes áridos los atributos que permiten tolerar el estrés hídrico son los mismos que permiten evadir el pastoreo (Milchunas et al. 1988). Un ejemplo común de esto son las espinas, que pueden actuar como defensas restringiendo el tamaño de las mordidas, reduciendo la cantidad de biomasa ingerida, o incluso de manera

química inyectando patógenos por las heridas, pero también son un mecanismo de resistencia a la aridez (Cooper y Owen-Smith 1986; Belovsky et al. 1991; Halpern et al. 2007). La baja estatura, meristemas basales, menor longitud de las hojas, reservas subterráneas de nutrientes, alta densidad en el tallo son otros ejemplos importantes de caracteres que pueden ser convergentes (Augustine y McNaughton 1998; Díaz et al. 2007; Cayssials y Rodríguez 2018). Por otro lado, en ambientes de alta productividad ha ocurrido una selección divergente que permite evadir el pastoreo y competir por la luz. A partir de estas premisas se propone que en ambientes de alta productividad el pastoreo modificará sustancialmente la diversidad, pero en ambientes de baja productividad los efectos serán neutrales a ligeramente negativos (Milchunas et al. 1988), ya que las especies presentes en ellos son las mismas capaces de tolerar el pastoreo. Este modelo se ha visto corroborado por varios estudios (Milchunas et al. 1989; Milchunas y Lauenroth 1993; Proulx y Mazumder 1998; Bakker et al. 2006; Odriozola et al. 2017).

Si la regulación de la diversidad por el ganado se produce a través de la selección de los atributos de las plantas, es importante considerar otro posible patrón en la composición. En condiciones áridas, la presencia de ganado no provocaría cambios en la composición de la comunidad, pero en condiciones de mayor productividad las especies presentes en ausencia de pastoreo serían reemplazadas por otras conforme aumenta la intensidad del pastoreo. Al reemplazo de especies a lo largo de un gradiente se le conoce como *recambio* (Baselga 2010). En otras palabras, si el ganado selecciona atributos en las plantas de manera convergente con la aridez, el recambio de especies a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo sería menor en un ambiente árido que en uno húmedo.

Un factor importante que se toma en cuenta en la literatura es el gradiente de intensidad de pastoreo. Intensidades distintas de pastoreo tienen impactos distintos en la comunidad vegetal, es decir, los efectos del pastoreo pueden variar a lo largo de un gradiente (Grime 1973; Seymour et al. 2010; Eldridge et al. 2016; Porensky et al. 2016). Las respuestas al pastoreo de las comunidades vegetales en un gradiente de intensidad de pastoreo pueden permitir dilucidar entre distintos mecanismos subyacentes, o pueden variar según condiciones ambientales como la productividad (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005), por lo que tomar en cuenta esta variable de manera continua puede ser importante.

En general la teoría que busca explicar los efectos del pastoreo en las comunidades vegetales está planteada en escalas geográficas relativamente grandes, donde la productividad varía a lo largo de gradientes climáticos (Milchunas y Lauenroth 1993; Proulx y Mazumder 1998; Bakker et al. 2006; Borer et al. 2014). Sin embargo, también se han empezado a explorar estas teorías a escalas menores, y hay evidencia que parece indicar que los patrones se mantienen (Burkepile et al. 2017; Odriozola et al. 2017). Por esta razón, este estudio pretende evaluar a nivel local los efectos del pastoreo tomando en cuenta las variaciones de productividad que existen en escalas de metros o decímetros, así como las variaciones en la intensidad de pastoreo. Para ello se analizan los cambios tanto en la diversidad como en la composición de la comunidad vegetal, puesto que los mecanismos invocados en cada una de las tres hipótesis discutidas con anterioridad deben producir patrones distintivos (Fig. 1). De este modo se podrá evaluar si alguno de los mecanismos propuestos como reguladores de los efectos variables del pastoreo pueden dilucidarse como reguladores en una sola comunidad.

1.4 Objetivos

Objetivo General:

Evaluar los efectos del pastoreo en la diversidad vegetal y la composición de un pastizal semiárido, y determinar cuáles mecanismos son consistentes con estos efectos.

Objetivos Particulares:

- Evaluar la riqueza y la composición de la comunidad vegetal, y determinar si ésta presenta variaciones en función del pastoreo.
- Determinar si los efectos del pastoreo en la diversidad y la composición varían en un gradiente de productividad.
- Determinar qué patrones de composición existen en la comunidad vegetal, y si se relacionan con la intensidad del pastoreo y la productividad.
- Identificar el mecanismo que subyace a estos patrones.

1.5 Hipótesis y predicciones

1. Hipótesis de compensación insuficiente. En ambientes de baja productividad hay especies de plantas que no pueden compensar la pérdida de biomasa ocasionada por el ganado, y por lo tanto se extinguen en niveles altos de pastoreo.

Predicciones:

- En presencia de pastoreo, la diversidad será mayor en sitios con mayor productividad que en sitios con menor productividad.
- A partir de una interrupción súbita del pastoreo habrá un mayor enriquecimiento de especies en productividades bajas que en altas.
- En sitios con baja productividad, las especies presentes con altos niveles de pastoreo serán las más tolerantes a éste, y, conforme se reduce la cantidad de ganado, se incorporarán las especies menos tolerantes, siguiendo un patrón anidado. Este patrón no se observará en productividad alta.

2. Hipótesis de atenuación de la competencia: El pastoreo reduce la competencia en la comunidad vegetal, especialmente en ambientes productivos, lo cual impide la exclusión competitiva.

Predicciones:

- En condiciones de alta productividad la diversidad será mayor en sitios con pastoreo que en sitios sin pastoreo.
- La tasa de cambio de la diversidad a partir de una interrupción de pastoreo será negativa, con mayores efectos en alta productividad que en baja productividad.
- En alta productividad, las especies presentes a lo largo del gradiente de pastoreo serán las mejores competidoras, mientras que las poco competitivas sólo se encontrarán en sitios con poco ganado, formando un patrón anidado. Este patrón no se observará en productividad baja.

3. Hipótesis de evolución convergente: Las plantas tolerantes a la aridez también son tolerantes al pastoreo, por lo que los efectos de este tipo de disturbio son menores en condiciones áridas que en condiciones húmedas.

Predicciones:

- La tasa de cambio de la diversidad a partir de la interrupción de pastoreo será mayor en sitios de alta productividad que en los de baja productividad.
- En condiciones de baja productividad, la riqueza y la composición cambiarán poco a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo, mientras que ocurrirá un recambio de especies a lo largo del mismo en condiciones de alta productividad .

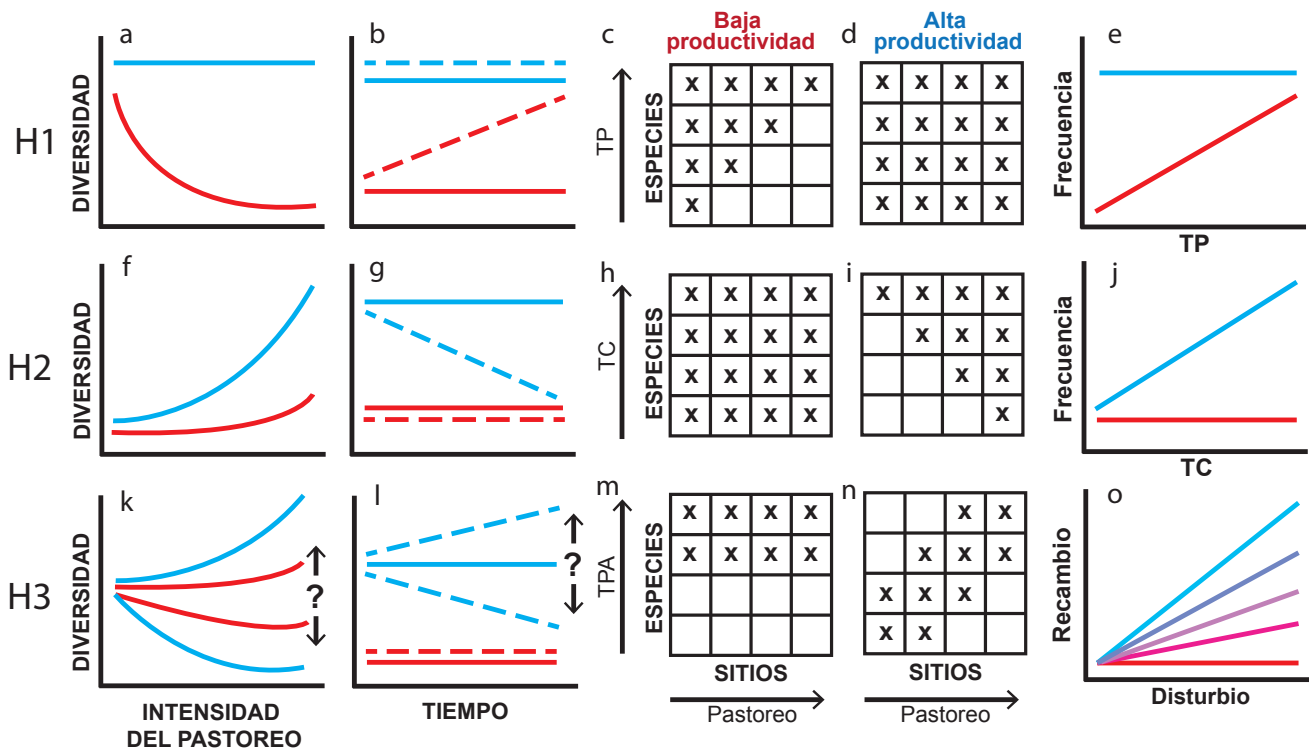


Figura 1. Predicciones para las tres hipótesis. H1= Hipótesis de compensación insuficiente. H2 = Hipótesis de la competencia. H3= Hipótesis de la evolución convergente. En rojo se muestra el escenario de baja productividad, y en azul el escenario de alta productividad. Para las predicciones respecto a la diversidad a lo largo del tiempo (**b, g, l**): línea continua = con pastoreo, línea discontinua = sin pastoreo. TP = Tolerancia al pastoreo. TC = Tolerancia a la competencia. TPA= Tolerancia al pastoreo y a la aridez. Los signos de interrogación (k, l) representan la incertidumbre respecto a la direccionalidad del efecto esperado. El gradiente de color en las líneas de la figura **o** representa lo esperado para un gradiente de productividad de un escenario de baja productividad (rojo) a uno de alta productividad (azul).

2. Métodos

2.1 Sitio de estudio

Este estudio se realizó en el municipio de Concepción Buenavista, Oaxaca (Fig. 2). El pastizal de la zona es un sistema natural antiguo (Martorell et al. 2017), de aproximadamente 15 km² de extensión, cuyos suelos son en general delgados, sobre roca caliza. El clima es semiárido con una precipitación anual de 578 mm, y con una temperatura media anual de 16 °C (Martorell et al. 2017). La comunidad vegetal del pastizal es muy diversa. Se han encontrado más de 200 especies de plantas en la zona (Martorell et al. 2017). Cruz-Cisneros y Rzedowski (1980) describieron la zona como un pastizal de *Bouteloa* donde entre las especies dominante se encuentran *Bouteloa chondrosioides*, *Tridax coronopifolia*, *Microchloa kunthii*, y *Stevia ephemera*. Son en general plantas de talla pequeña, y el dosel de la comunidad tiene en promedio 2.58 cm de altura, por lo que puede haber un gran número de individuos en áreas muy reducidas. A través de registro fósil, se ha encontrado que en la región habitaron grandes herbívoros actualmente extintos (Guerrero-Arenas et al. 2010). La zona se ha utilizado para el pastoreo de ganado doméstico desde hace varios siglos (García 1996). Las vacas, caballos, borregos, y cabras son los principales tipos de ganado presentes en la zona, y son éstos los únicos herbívoros de talla grande que habitan en el pastizal actualmente.



Figura 2. Ubicación del pastizal de Concepción Buenavista, Oaxaca.

En general la profundidad de suelo es baja, pero existe un gradiente de profundidad marcado que va desde 0 cm (la roca madre está expuesta) hasta más de 30 cm. Además este gradiente se encuentra en áreas reducidas; en pocos centímetros de distancia puede encontrarse toda la variación de la profundidad. En la zona se ha determinado que en los suelos más profundos la disponibilidad de agua es mayor que en los suelos someros (Villarreal-Barajas y Martorell 2009). Esta variación es importante porque, dadas las condiciones semiáridas del sistema, el agua es un recurso limitado que determina la capacidad de crecimiento de las plantas (Singh et al. 1998; Lunt et al. 2007). Por lo tanto, el gradiente de profundidad puede ser utilizado como indicador de un gradiente de estrés hídrico.

2.2 Métodos de campo

Para determinar si el gradiente de profundidad de suelo está relacionado con la productividad, que es la variable que teóricamente determina la respuesta de la comunidad vegetal al pastoreo, se realizó un muestreo dirigido que representara el gradiente. En un sitio de 0.5 ha se colocaron 6 transectos de 1 m de largo en puntos que representaran desde la roca madre hasta suelos de al menos 28 cm de profundidad. De los 10 cuadros de 20 cm de lado formados a lo largo del transecto se eligieron al azar 5 cuadros de 1 dm² a lo largo de cada transecto, dentro de los cuales se midió la profundidad de suelo (con el mismo procedimiento explicado más adelante) y se colectó la biomasa en pie de cada cuadrado. Posteriormente se midió el peso seco de la biomasa de cada cuadrado pesándola en una báscula. Considerar la variación en la profundidad de suelo es relevante dada la interacción entre la productividad y la herbivoría respecto a sus efectos en la diversidad de los pastizales (Proulx y Mazumder 1998; Schultz et al. 2011; Borer et al. 2014).

Para obtener los datos de diversidad, utilicé datos de abundancia e identidad de plantas en cuadros de 1 m², dentro de los cuales a su vez se eligieron al azar 20 cuadrillos de 1 dm² de los 100 posibles. La escala del muestreo es adecuada dada la pequeña dimensión de las plantas del pastizal. Estos cuadros se ubicaron en diferentes parcelas de media hectárea (50 × 50 m).. Dentro de cada parcela se ubicaron al azar ocho cuadros de 1 m². Para ello, se generaron coordenadas eligiendo dos números al azar entre 0 y 49, y los

cuadros se colocaron en la intersección de esos metros sobre el ancho y largo de la parcela. En 2001 se eligieron seis parcelas de media hectárea. Tres de ellas se cercaron con una cerca electrificada para excluir al ganado, pero sin obstaculizar el paso de otros herbívoros más pequeños como lagomorfos, y roedores. Las otras tres parcelas quedaron expuestas y adyacentes en los mismos sitios donde se construyeron las tres cercas. Dentro de cada parcela está abarcado en su totalidad el gradiente de profundidad de suelo (¿biznaga?) En estas parcelas se tomaron datos anualmente de 2001 a 2017. Por lo tanto en estos tres sitios se generaron datos para dos tratamientos: dentro de la exclusión (sin pastoreo), y fuera de la misma (con pastoreo). De esta manera pude evaluar los patrones de la comunidad vegetal y los cambios a través del tiempo a partir del momento en que el ganado fue excluido. En 2017 se registraron datos de abundancia de plantas por especie utilizando el mismo protocolo descrito arriba en 19 parcelas adicionales de 0.5 ha. Los nuevos sitios estaban todos expuestos al ganado. También cabe señalar que la inmensa mayoría de plantas presentes en el pastizal son consideradas nativas, únicamente 3 especies hasta el momento se han identificado como introducidas (Anexo 3).

La profundidad del suelo se midió en cada cuadrado de 1 dm² clavando una varilla de 28 cm en el suelo hasta tocar la roca madre. Los cuadrados con profundidades mayores a 28 cm se registraron con este valor, y los valores menores a 0.5 cm no se tomaron en cuenta en el análisis. El gradiente de profundidades encontrado funge como un gradiente de productividad.

La intensidad del pastoreo se midió en cada parcela de 0.5 ha (incluidas las exclusiones y sus parcelas adyacentes) con lo cual se generó un gradiente de intensidad de pastoreo. Para ello se utilizó la frecuencia de excretas en cada sitio (Martorell y Peters 2005; Bakker et al. 2006). Para obtener dichas frecuencias se colocaron al azar 3 transectos paralelos de 50 m dentro de cada parcela. Sobre estos transectos se eligieron 10 cuadros de 1 m² al azar, donde se evaluó la presencia o ausencia de excretas. Para cada parcela se dividió el número de cuadros con presencia de excretas entre 30. Esta medida de la intensidad del pastoreo conlleva como supuesto que las excretas reflejan la cantidad y la distribución de ganado presente (Arnan et al. 2018). Las condiciones climáticas semiáridas del sitio son una ventaja en este sentido, ya que las excretas pueden permanecer visibles en el ambiente durante periodos de meses o incluso años. Se midió por separado la presencia

de excretas de ganado mayor (bovino y equino) y la de ganado menor (caprino y ovino) para poder evaluar sus efectos por separado, además de los efectos del ganado en total. Esta distinción es pertinente, ya que se ha observado que las características de diferentes herbívoros, por ejemplo su tamaño, o sus hábitos alimenticios, pueden generar efectos de diferente naturaleza en las comunidades vegetales. De manera particular, el tamaño de los herbívoros es una característica que se ha utilizado para agruparlos y evaluar sus efectos por separado (Bakker et al. 2006; Burkepile et al. 2017; Wang et al. 2019). Para el caso de este estudio, esta clasificación supone que, por un lado las vacas, los caballos y los burros, y por otro lado las cabras y las ovejas, tienen comportamientos y efectos relativamente equivalentes. Esto no significa que dentro de las categorías utilizadas los herbívoros se comporten de la misma forma o que sus efectos sean en todos sentidos equivalentes. Sin embargo, la categorización por tamaño refleja ciertas similitudes como el efecto del pistoeo, la desposición de orina y excretas, o la biomasa consumida (Cumming y Cumming 2003; Burkepile et al. 2017). Inicialmente se pretendía repetir las mediciones de la comunidad vegetal en 2018 y medir ese año las frecuencias de excretas. Sin embargo, ese año fue el más seco de las últimas dos décadas por lo que se decidió no utilizar esos datos. El ganado también mostró un comportamiento inusual debido al manejo anómalo que hicieron los campesinos. Por ejemplo, se concentraron grandes cantidades de cabezas en sitios donde normalmente no se apacentaba el ganado. Por ende, se utilizaron datos de frecuencia de excretas preexistentes tomados en 2012 que reflejan mucho mejor la intensidad local de la ganadería en el periodo que se realizó este estudio.

2.3 Análisis estadísticos

Para evaluar la relación entre la profundidad de suelo y la biomasa en pie se ajustó un modelo aditivo generalizado (GAM), que permite un ajuste más flexible en la regresión, dado que la relación entre las variables no parecía ser lineal. No se utilizó un modelo de efectos mixtos puesto que no se encontró evidencia de que el transecto tuviera un efecto aleatorio en la regresión. La distribución del error fue normal después de realizar una transformación de los datos a raíz cuadrada.

La mayoría de los análisis utilizados en esta tesis son modelos lineales de efectos mixtos. Estos modelos permiten medir el efecto de dos tipos de factores, los fijos, que son las variables independientes cuyos niveles son repetibles y generalmente son de interés, y los aleatorios, cuyos niveles son el producto del muestreo de una variable aleatoria y que producen falta de independencia en los datos. Por ejemplo, las características de la parcela afectan a todos los cuadrillos que están en ella, por lo que estos últimos no son independientes entre sí. Ya que se esperaban respuestas no lineales, en muchos casos se incorporaron las variables fijas tanto como un término lineal como cuadrático, lo que permite ajustar respuestas rectas o curvas.

La estrategia del análisis fue generar primero un modelo completo que incluyó todas las variables explicativas, incluyendo términos cuadráticos para permitir un ajuste más flexible. Después se generaron los modelos con todos los posibles subconjuntos de las variables presentes en el modelo completo, con la excepción de los términos cuadráticos que sólo podían aparecer en un modelo en conjunto con su correspondiente término lineal. Para identificar cuáles fueron los mejores modelos se utilizó criterio de información de Akaike corregido (AICc; Burnham, Anderson, and Huyvaert 2011). Los modelos lineales de efectos mixtos se construyeron con el paquete “*lme4*” (Bates et al. 2015) y el conjunto de modelos se generó con el paquete “*MuMIn*” (Bartoń 2019). Los mejores modelos son los que tienen un valor de AICc más pequeño.

Cuando el ΔAICc (diferencia con respecto al valor de AICc del mejor modelo) de un modelo es menor a dos, no es posible descartarlo como candidato a ser el mejor modelo (Symonds y Moussalli 2011). En consecuencia, en esta tesis se reportan todos los modelos con un $\Delta\text{AICc} < 2$. Ya que con frecuencia varios modelos cumplían con este criterio, hay incertidumbre respecto a las variables que contendría el mejor modelo. Por ello, se calcularon también las importancias (I) de cada variable sumando el peso de Akaike de cada modelo en el que ésta aparece. La importancia puede interpretarse como la probabilidad de cada variable independiente de estar presente en el mejor modelo (Symonds y Moussalli 2011). Finalmente, para graficar los modelos obtenidos considerando que hay incertidumbre con respecto a cuál es el mejor modelo, se promediaron todos los modelos de manera ponderada, y de este modelo promedio se obtuvieron los valores reportados en la gráfica.

2.3.1 Diversidad

Para cuantificar la diversidad se utilizaron números de Hill (qD), que son una familia unificada de índices de diversidad que difieren únicamente en un exponente q y que incorporan tanto la riqueza como la abundancia relativa de especies (Chao y Jost 2012). Aunque existen diversas formas de cuantificar la diversidad, los números de Hill presentan diferentes ventajas con respecto a otras medidas. Una de ellas es que la unidad de medición es el *número efectivo de especies*, es decir, el número de especies que contendría una comunidad donde todas ellas fueran igualmente abundantes. En otras palabras, un número de Hill corresponde al número de especies igualmente frecuentes que tendría una comunidad con un índice de diversidad igual al observado en la naturaleza. Trabajar con *número efectivo de especies* permite que la comparación de la diversidad de distintas comunidades sea más directa e intuitiva que cuando se utilizan otros índices (Jost 2006). El exponente q indica el orden de diversidad. Cuando $q = 0$, el número de Hill es igual a la riqueza de especies. En este caso todas las especies tienen el mismo peso en el análisis. Mientras mayor es q , mayor es el peso dado a las especies frecuentes contra las raras. Se ha propuesto que al usar números de Hill es conveniente reportar la diversidad en términos de la riqueza ($q = 0$), de las especies comunes ($q = 1$), y de las especies dominantes ($q = 2$) (Jost 2006; Chao y Jost 2012).

Dado que la diversidad depende de modo no lineal de los tamaños de muestra (p.ej., número de individuos), no es posible comparar la diversidad de diferentes comunidades sin antes estandarizar las muestras de las que provienen (Chao y Jost 2012). Esta estandarización se realizó a través de extrapolación y rarificación de números de Hill basada en la cobertura (*coverage*) (T. C. Hsieh et al. 2016). En este contexto, la cobertura es la proporción de individuos en la comunidad que están representados por las especies presentes en la muestra (Chao y Jost 2012). Por ejemplo, en una muestra de cobertura igual a 0.9, las especies representadas en ella conforman el 90% de los individuos de la comunidad. La cobertura estándar se eligió según lo propuesto por Chao et al., (2014), donde para $q = 1$ y $q = 2$ se extrapoló a una cobertura estándar de 1, y para $q = 0$ se utilizó

una cobertura estándar de 0.95. La extrapolación y rarificación de las muestras se hizo con el paquete *iNEXT* (T. Hsieh et al. 2018) para R versión 3.5.1 (R Core Team 2018).

Para evaluar el efecto del gradiente de intensidad de pastoreo sobre la diversidad es necesario tomar en cuenta también el gradiente de profundidad, ya que las diferentes hipótesis hacen predicciones diferentes dependiendo de la productividad. Se generaron siete categorías discretas de profundidad para agrupar los cuadrillos de 1 dm² (0–4.5, 4.6–7.5, 7.6–10.5, 10.6–14.5, 14.6–19.5, 19.6–25, 25.1–28 cm) Los rangos de las categorías se establecieron de forma que todas las categorías estuvieran formadas de un número de cuadrillos similar. Puesto que los diferentes sitios presentan diferentes intensidades de pastoreo, la diversidad por números de Hill se calculó para cada una de las 7 categorías de profundidad, en cada sitio, generando así comunidades para cada combinación entre pastoreo y productividad. Para este análisis se utilizaron los datos tomados en las 25 parcelas en 2017.

Una vez calculadas las diversidades, se ajustaron modelos lineales de efectos mixtos (LME) para evaluar el efecto del ganado menor, el ganado mayor, y la profundidad sobre la diversidad (efectos fijos), incluyendo la parcela como factor aleatorio. La distribución del error fue normal sin necesidad de realizar ninguna transformación. La modelación de la diversidad con respecto al gradiente de disturbio se repitió siguiendo el mismo método pero tomando como variable independiente la intensidad total del pastoreo, es decir, sumando la intensidad del ganado menor y mayor, en lugar de tomando las dos variables por separado. Además, para ambos análisis, el proceso se llevó a cabo para los tres órdenes de diversidad mencionados anteriormente (⁰D, ¹D, y ²D).

Para evaluar el efecto del pastoreo en la diversidad a través del tiempo, se utilizaron los datos de los tres sitios para los cuales se tienen datos anuales desde 2001 dentro y fuera de las exclusiones. Se estimaron los números de Hill para cada parcela en cada año. Este análisis permitió comparar los procesos dentro y fuera de las exclusiones, y es importante ya que procede de un experimento manipulativo que permite establecer una relación clara de causalidad entre el ganado y la diversidad, a diferencia del análisis previo que presenta evidencia correlativa. Como se trata de una serie de tiempo, se revisó si existía autocorrelación entre la diversidad en diferentes años en el mismo sitio, pero no se encontró evidencia de que la hubiera (Anexo 2).

Para evaluar el efecto del pastoreo en la diversidad a través del tiempo se ajustaron modelos de efectos mixtos en los que el tiempo transcurrido desde la colocación de las cercas (medido en años), la exclusión (“Dentro” o “Fuera” de la exclusión), y la profundidad promedio del suelo en la parcela se incluyeron como factores fijos. Cabe aclarar que en este análisis el pastoreo se tomó como una variable binomial, de modo que “Dentro” de las exclusiones implica ausencia de ganado, y “Fuera” implica presencia. El sitio (pareja de parcelas adyacentes expuestas o no al ganado) y el año se incluyeron como factores aleatorios cruzados. La distribución del error fue normal.

2.3.2 Composición

Para evaluar el efecto del pastoreo en la composición de la comunidad vegetal se hicieron análisis de anidamiento y de disimilitud. Se dice que existe anidamiento cuando en un conjunto de comunidades las especies de las comunidades de menor riqueza son un subconjunto de las especies de las comunidades de mayor riqueza (Ulrich y Almeida-Neto 2012). El anidamiento se evalúa en matrices de presencia-ausencia donde las columnas y las filas representan sitios y especies. Para evaluar si el anidamiento cambia a lo largo del gradiente de productividad, tal como se espera a partir de las hipótesis de compensación insuficiente y de atenuación de la competencia, se hicieron 7 matrices, una por cada una de las categorías de profundidad previamente establecidas. Para cuantificar el anidamiento se utilizó el índice NODF, que mide dos cualidades de la matriz. La primera es el porcentaje de traslape entre cada par de filas y columnas, y la segunda es si el relleno de la matriz es decreciente, es decir, si una columna a la izquierda está más llena que una a su derecha, o si una fila superior está más llena que una inferior (Almeida-Neto et al. 2008).

Para evaluar estadísticamente los índices NODF obtenidos se utilizaron modelos nulos. Éstos consisten en generar comunidades de manera aleatoria a partir de ciertas características de la comunidad observada, para determinar qué tanto un índice empírico se asemeja a lo esperado si no hay procesos que generen anidamiento en la comunidad. Es decir, se generan nuevas matrices de manera aleatoria pero que pueden conservar ciertas características de la matriz original. Se calcula para cada una el índice de interés y de esta manera se genera una distribución de dicho índice. Con esta distribución es posible calcular

qué tan probable es que la comunidad observada tenga las características reflejadas en el índice por azar y no por el mecanismo que está siendo evaluado (Ulrich y Gotelli 2007), en este caso el gradiente de pastoreo. También es posible calcular la estandarización Z del índice de anidamiento restando al anidamiento observado el promedio de los valores obtenidos en el modelo nulo y dividiendo el resultado entre la desviación estándar calculada a partir del mismo modelo. Una de las ventajas de usar esta medida estandarizada es que para el índice NODF es independiente de las propiedades de la matriz, lo que permite comparar distintas matrices (Ulrich et al. 2009).

Se utilizaron 4 modelos nulos con algoritmos distintos para generar las matrices aleatorias; cada uno de ellos conserva ciertas propiedades de la matriz original. El primer modelo nulo (*tswap*) mantiene fijos los totales marginales de filas y de columnas de la matriz original al reacomodar aleatoriamente, es decir, se fija tanto la riqueza de los sitios como la frecuencia de las especies. Es el que mantiene más características de las comunidades empíricas, pero hay menos variación posible en las matrices aleatorias respecto a la matriz original. Por ello, es el modelo más conservador, ya que la probabilidad de cometer error de tipo 1 es baja, pero la de cometer error de tipo 2 puede ser excesivamente alta (Gotelli y Ulrich 2012). El segundo modelo nulo (R_0) mantiene fijos los números de especies por sitio durante la aleatorización. Fijar la riqueza de sitios pero dejar libres los totales de las frecuencias de especies (R_0) permite controlar tanto las características de los sitios, por ejemplo la capacidad de carga, como posibles errores en el esfuerzo de muestreo. El tercer modelo (C_0) mantiene fijo el número de sitios en los que está presente una especie, o su frecuencia. Fijar la frecuencia de especies en el modelo nulo implica mantener características intrínsecas de las mismas, por ejemplo la capacidad de colonización de cada una (Ulrich et al. 2009). Se han reportado buenos resultados para ambos modelos (Gotelli 2000; Ulrich y Gotelli 2007). El cuarto modelo (R_{00}) únicamente mantiene fijo el total de unos (presencias) en la matriz pero los totales marginales pueden variar. Aunque tiene mayores posibilidades en la aleatorización, es el que conserva menos información de la comunidad empírica. Se ha reportado que tiende a dar valores de Z altos y, por lo tanto, los resultados que arroja deben ser tomados con particular cautela puesto que tiende a presentar mayor error de tipo 1 (Ulrich et al. 2009). Dado que una limitante de los modelos nulos es que dependiendo del algoritmo cambian las posibilidades de

aleatorizar la matriz, el resultado obtenido varía con el modelo utilizado. Respecto a qué modelo es entonces el más adecuado o confiable, no hay una respuesta única. Por ello, utilizar más de un modelo nulo tiene la ventaja de que permite comparar el comportamiento de cada uno (Gotelli y Ulrich 2012). Se eligió mantener tanto el modelo más conservador como el más liberal, a pesar de sus limitaciones, para poder acotar los resultados (Ulrich y Gotelli 2007). Respecto a los otros dos modelos, es necesario recordar que una de las ideas que se está poniendo a prueba en el estudio es si la intensidad de pastoreo determina qué especies se encuentran en la comunidad. Ésta es una variable asociada al sitio, por lo que el modelo R_0 (donde se fijan las riquezas de los sitios pero se permite variar dónde aparece cada especie) parecería ser el más adecuado. Sin embargo, las predicciones de la hipótesis de compensación insuficiente y de atenuación de la competencia también implican que las especies más frecuentes son o las mejores competidoras o las más tolerantes al disturbio. Entonces, tampoco puede descartarse del todo el modelo C_0 , donde se controla la variación de las características de las especies, como biológicamente válido. Tanto los cálculos del índice NODF como los modelos nulos se llevaron a cabo con el paquete “*vegan*” (Oksanen et al. 2019). A partir de las hipótesis de compensación insuficiente y de atenuación de la competencia se espera que el anidamiento cambie con la productividad, por lo que se hicieron regresiones lineales con los valores estandarizados (Z) para evaluar la relación entre la profundidad y el anidamiento para cada modelos nulo.

De acuerdo con la hipótesis de compensación insuficiente, las comunidades anidadas (las más pobres) contendrían principalmente especies tolerantes al disturbio. Para probar esta idea utilicé los datos de tolerancia al pastoreo, considerado un tipo de disturbio, publicados por Pedraza y Martorell (2019), donde se considera que si una especie alcanza su máxima densidad en condiciones de disturbio alto, es tolerante. Puesto que dichas especies estarían en más sitios que las especies intolerantes (que se restringirían a los sitios con poco pastoreo) se realizaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos utilizando el número de sitios en los que se presenta cada especie con respecto al número total de sitios en cada categoría de profundidad (la frecuencia relativa) como variable de respuesta y la tolerancia al disturbio y la profundidad del suelo como efectos fijos. Dado que las especies se repiten en las diferentes profundidades de suelo generando no

independencia, se incorporó la especie como factor aleatorio. Se utilizó una distribución de error binomial con función de enlace logit.

Según la hipótesis de atenuación de la competencia, las especies que compondrían las comunidades anidadas serían las mejores competidoras. Para poner a prueba esta idea se hizo el mismo análisis reportado en el párrafo anterior, pero con datos de tolerancia a la competencia (Tc) obtenidos por Martorell y Freckerton (2014) en lugar de la tolerancia al disturbio o pastoreo. La tolerancia a la competencia es una medida de qué tanto cambia la densidad de una especie como resultado de la competencia con otras especies.

Las predicciones de la hipótesis de evolución convergente no involucran patrones de anidamiento en la composición, sino recambio de especies a través del gradiente de disturbio. Distinguir entre el recambio y el anidamiento es importante porque pueden señalar procesos distintos aunque ambos impliquen cambios en la composición. Aunque los dos son componentes de la diversidad beta, el anidamiento refleja una pérdida ordenada de especies a lo largo de un gradiente, mientras que el recambio refleja un reemplazo de especies (Baselga 2010). Ambos procesos pueden ocurrir a la vez, y particularmente en este estudio, la distinción entre ambos componentes permite distinguir entre mecanismos subyacentes. Para evaluar esta característica en las comunidades, se realizó un análisis de diversidad β . Existen diferentes medidas para cuantificar la diversidad β y algunas de ellas están influidas por el cambio entre comunidades resultado de patrones anidados, y no únicamente por el recambio de éstas (Baselga 2010). Dado que los resultados indican que hay anidamiento, se eligió un índice capaz de discernir entre ambos procesos que fuera una buena medida del recambio. Según lo propuesto por Baselga (2010), el índice de disimilitud de Simpson (β_{sim}) es el más adecuado:

$$\frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)} \quad (1)$$

donde a es el número de especies comunes entre un par de sitios, b es el número de especies únicas al primer sitio, y c es el número de especies únicas al segundo sitio. El índice usa el mínimo entre b y c .

Para cada una de las mismas 7 matrices correspondientes a las categorías de profundidad utilizadas en el análisis de anidamiento, se calculó el β_{sim} entre todos los pares de sitios. Una vez obtenidas las disimilitudes entre sitios se ajustaron Modelos

Generalizados de Disimilitud (GDM). Éstos permiten evaluar una matriz como variable de respuesta en función de matrices de distancia de variables explicativas (Ferrier et al. 2007; Fitzpatrick et al. 2013). En este caso, la matriz de disimilitudes como medida del recambio puede ser modelada como una función de las distancias (diferencias) entre los sitios en función de la intensidad del pastoreo. De los modelos evaluados se extrajo el porcentaje de devianza explicada (PDE) de cada uno. Para determinar si estos valores diferían de lo esperado por azar, se hicieron 2000 iteraciones donde se aleatorizaron los datos de disimilitud y se generaron nuevos modelos GDM. Con los PDE de cada iteración se construyó un intervalo de confianza de 95%, y se evaluó si el PDE de los datos observados era diferente de lo esperado al azar según los modelos aleatorizados. De los modelos empíricos se extrajeron las curvas de recambio asociadas al pastoreo de los dos tipos de ganado por separado y para el ganado total.

3. Resultados

3.1 Biomasa en pie

El GAM ajustado indicó que, en general, a mayor profundidad de suelo hubo mayor biomasa en pie (Fig. 3). La tendencia del peso fue en general creciente, con el ajuste flexible que permiten los GAM. El ajuste del modelo fue bueno ($R^2 = 0.718$, $AICc = 1.102$, $\Delta AICc$ con el siguiente mejor modelo = 33.914), por lo que la profundidad de suelo es un buen indicador de la biomasa.

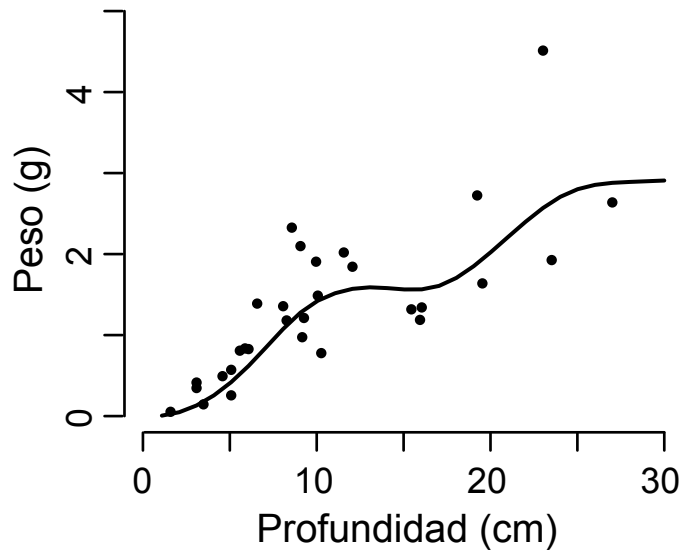


Figura 3. Biomasa en pie en función de la profundidad de suelo. La biomasa se muestra en peso seco (g).

3.2 Diversidad a lo largo del gradiente de pastoreo

En el análisis de diversidad en función de la intensidad del pastoreo no se obtuvo un único mejor modelo del conjunto de modelos evaluados. Se consideraron todos los modelos con un $\Delta AICc$ menor a 2 (Tabla 1) como los modelos que son favorecidos por la evidencia. Los resultados obtenidos para 1D muestran un patrón prácticamente igual al de 2D , por lo que se eligió omitir su presentación. En el análisis de la diversidad orden 0D (riqueza), en todos los

modelos estuvieron presentes el ganado mayor y menor, y, con una excepción, la profundidad como factores explicativos de la diversidad. Sumado a esto, las importancias (I) de estos tres predictores fueron altas, ninguna menor a 0.94. Por lo tanto, existe evidencia de que el pastoreo de ambos tipos de ganado, así como la profundidad de suelo, tuvieron un efecto sobre la riqueza de plantas. Los resultados para el orden 2D fueron similares. Ambos tipos de ganado y la profundidad de suelo estuvieron presentes en el conjunto de mejores modelos (Tabla 1), y su importancia fue mayor a 0.84.

Consistentemente a lo largo del gradiente de pastoreo, se observó mayor diversidad en mayores profundidades de suelo, con un efecto mayor en 0D que en 2D (Fig. 4). En términos generales la diversidad aumentó con la frecuencia de excretas (Fig. 4). En los niveles más altos de intensidad de pastoreo se observó mayor diversidad que en las intensidades menores. En el caso del ganado menor, el incremento fue monotónico tanto para la riqueza (0D) como para las especies dominantes (2D). En el caso del ganado mayor, se observó una reducción en la riqueza (0D) en sitios con menor frecuencia de excretas en comparación con los sitios sin pastoreo (Fig. 4b, 4e). Con mayores intensidades de pastoreo, la riqueza aumentó, sobrepasando las pérdidas que se observaron cuando el pastoreo era intermedio, de tal suerte que los sitios con mayor cantidad de ganado mayor tuvieron más riqueza que aquéllos donde el ganado estaba ausente. Cuando se considera a las especies dominantes (2D), se observó un patrón semejante pero la reducción en la diversidad con pastoreo intermedio fue más fuerte que en el caso de la riqueza.

Se encontró poca evidencia de que exista una interacción entre la profundidad de suelo y la intensidad de pastoreo (Tabla 1). El factor de interacción para 0D con mayor importancia es el de profundidad y ganado menor ($I = 0.41$), mientras que para 2D es el de profundidad con ganado mayor al cuadrado ($I = 0.56$). En el modelo promedio, las interacciones mencionadas pueden apreciarse a pesar de sus bajas importancias (Fig. 4a, 4e). Esto se refleja en un efecto ligeramente mayor del ganado sobre la diversidad en suelos profundos que en suelos delgados.

Tabla 1. Mejores modelos de diversidad en función de la intensidad del pastoreo y la profundidad del suelo. Se muestran sólo aquéllos con $\Delta\text{AICc} < 2$. Las variables presentes son ganado menor (m), ganado mayor (M), profundidad de suelo (S), sus términos cuadráticos, y las interacciones entre ellas.

	m	m ²	M	M ²	S	S ²	m ² ·M	m·S	m·S ²	M·S	M ² ·S	ΔAICc
⁰ D	+		+	+	+			+				0.000
	+		+	+	+							0.709
	+		+	+								1.475
	+		+	+	+	+		+				1.558
	+		+	+	+	+			+			1.937
<i>I</i>	0.94	0.4	0.98	0.96	0.94	0.46	0.14	0.41	0.16	0.26	0.22	
² D			+	+	+					+	+	0.000
			+	+	+							0.380
			+	+	+						+	0.622
	+	+	+	+	+		+			+	+	1.150
	+		+	+	+					+	+	1.367
	+	+	+	+	+		+					1.451
	+		+	+	+							1.711
	+		+	+	+						+	1.811
<i>I</i>	0.84	0.53	1.00	0.99	0.95	0.35	0.38	0.24	0.07	0.42	0.56	1.944

Los modelos obtenidos evaluando la intensidad total del pastoreo (Anexo 1), es decir, sin diferenciar entre ganado menor y mayor, tuvieron AICc mayores. El mejor modelo para ganado total puede descartarse cuando se le compara con los modelos que distinguen entre ambos tipos de ganado tanto para ⁰D ($\Delta\text{AICc} = 4.550$) como para ²D ($\Delta\text{AICc} = 7.256$). Esto indica que existió una diferencia entre el efecto de ambos tipos de ganado sobre la diversidad, y que es más adecuado tomar en cuenta ambas variables por separado. Para la riqueza (⁰D), el efecto del ganado fue similar a lo observado respecto al ganado menor, y para las especies dominantes (²D) fue semejante al ganado mayor (Fig. 4).

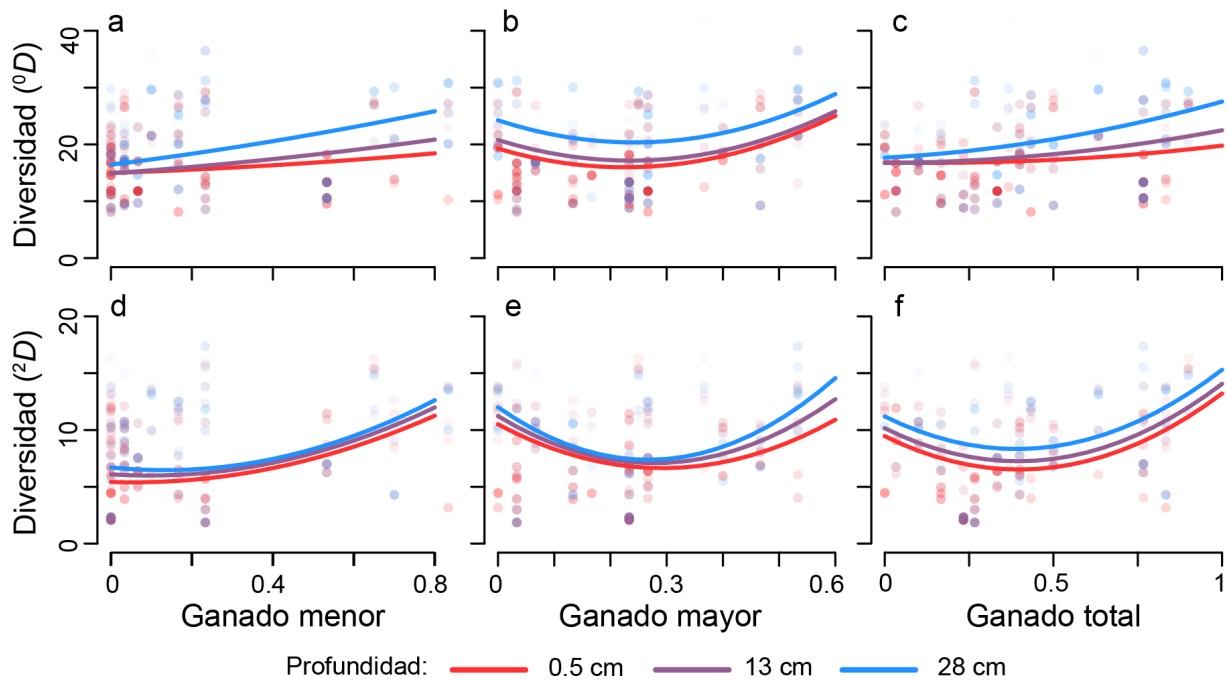


Figura 4. Diversidad en función de la profundidad del suelo y la intensidad de pastoreo medida como frecuencias de excretas en un sitio. Los modelos de ganado menor (**a, d**) están calculados con la intensidad de ganado mayor fijada en su valor promedio (0.25). Los modelos de ganado mayor están calculados con el promedio de ganado menor (0.4). La profundidad del suelo se indica con un gradiente de color desde el rojo (suelos delgados) al azul (suelos profundos). Los puntos con menor peso en el análisis son más transparentes. Se muestra el modelo para tres valores seleccionados a lo largo del gradiente de profundidad de suelo.

3.3 Diversidad a través del tiempo

En el análisis de diversidad a través del tiempo se identificó un solo modelo como el mejor, ya que todos los demás tuvieron un $\Delta AICc > 3.5$ para 0D o > 4.9 para 2D . Asimismo, las importancias de los predictores fueron altas, tanto para los términos incluidos, como para las interacciones entre ellos (Tabla 2). El patrón encontrado es esencialmente el mismo para los tres ordenes de diversidad evaluados (Fig. 5), por lo que nuevamente se omitieron los resultados para 1D . La diversidad, tanto en términos de riqueza como de especies dominantes, fue menor en profundidades bajas de suelo. En general, la diversidad aumentó

a lo largo del tiempo. Es relevante que en el caso de profundidad mayor de suelo se observó que fuera de las exclusiones el aumento fue más pronunciado que dentro. Por el contrario, en suelo poco profundo fuera de las exclusiones hubo una disminución de diversidad, contra el aumento observado dentro de ellas.

Tabla 2. Importancia de las variables del modelo de diversidad en función del tiempo (A), la presencia o ausencia de pastoreo (D), y la profundidad de suelo (S).

	A	S	D	A · S	A · D	S · D	A · S · D
0D	0.99	1.00	0.99	0.81	0.98	0.80	0.74
2D	0.96	0.92	0.94	0.75	0.76	0.82	0.66

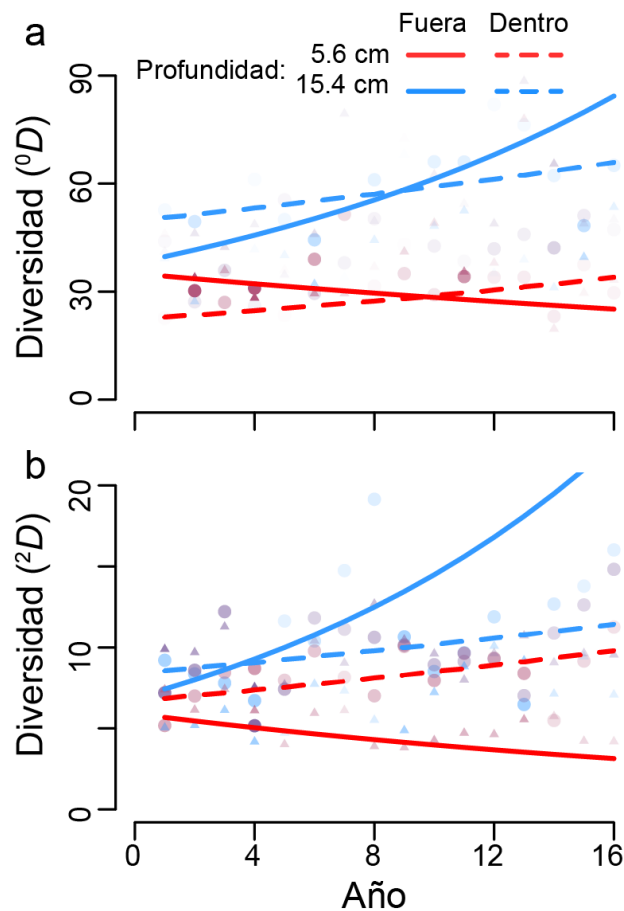


Figura 5. Diversidad a lo largo del tiempo con y sin presencia de ganado. El tiempo se mide desde el establecimiento de las exclusiones. Los datos provenientes de las exclusiones se muestran con círculos, y los triángulos representan los datos de

los cuadros expuestos al ganado. La profundidad del suelo se indica con un gradiente de color desde el rojo (suelos delgados) al azul (suelos profundos). Los puntos con menor peso en el análisis son más transparentes.

3.4 Anidamiento

Los resultados de anidamiento difirieron entre los cuatro modelos nulos que se construyeron. El modelo nulo que mantiene fijos los totales tanto de filas como de columnas de la matriz (*tswap*) no detectó anidamiento en ninguna categoría de profundidad ($p > 0.05$). Para los tres modelos restantes se detectó anidamiento en todas las categorías de profundidad ($p < 0.001$). Las predicciones respecto al anidamiento para la hipótesis de compensación insuficiente y la de atenuación de la competencia no sólo implican que ocurre anidamiento, sino que los patrones anidados siguen una tendencia en el gradiente de profundidad. El anidamiento aumentó con la profundidad tanto en la regresión que empleó los datos del modelo menos conservador (R_{00}) como en la que mantuvo fijas la frecuencias de especies (C_0 ; Fig. 6). Dicha variable estuvo incluida en el mejor modelo y tuvo una alta importancia (Tabla 3). En los análisis con los modelos *tswap* y R_0 no hubo evidencia de que el anidamiento cambie en el gradiente de profundidad de suelo (Tabla 3; Fig. 6). Pero cabe mencionar que para el modelo *tswap*, la falta de tendencia se debe específicamente al dato de la categoría de profundidad más baja (Fig. 6). En ausencia de esa categoría, el modelo que incluye la profundidad recibió más apoyo que el nulo ($\Delta AICc = 1.9558$) y la profundidad tuvo una importancia de 0.73.

Tabla 3. Importancia (*I*) de la profundidad de suelo en los modelos de regresión de los valores estandarizados de anidamiento (NODF) a partir de 4 modelos nulos de anidamiento.

Modelo nulo	<i>I</i>
<i>tswap</i>	0.18
R_0	0.03
C_0	0.99
R_{00}	0.99

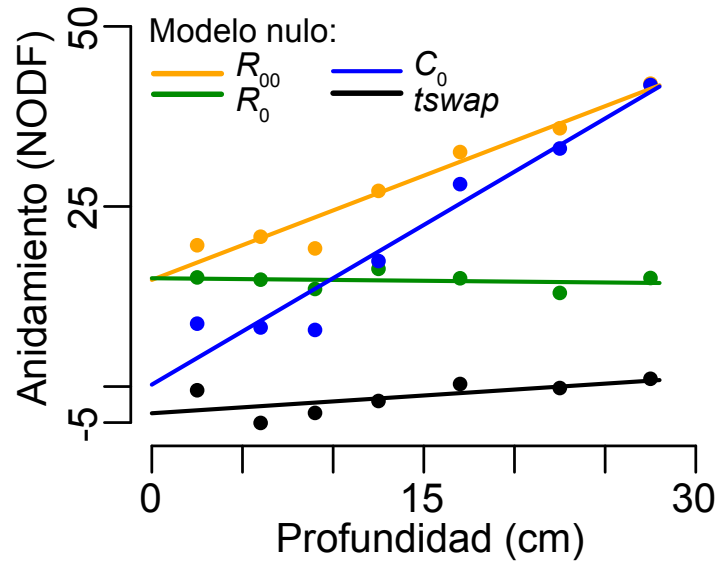


Figura 6. Anidamiento en función de la profundidad de suelo para diferentes modelos nulos. Los valores de anidamiento están estandarizados (Z). t_{swap} = riqueza de sitios y frecuencia de especies fijas, R_0 = riqueza de sitios fija, C_0 = frecuencia de especies fija, R_{00} = riqueza de sitios y frecuencia de especies libres.

3.5 Determinantes de la frecuencia

Habiendo encontrado evidencia de anidamiento en la composición vegetal, es necesario discernir entre los posibles mecanismos que están detrás de esta cualidad. El mejor modelo de regresión de la frecuencia de especies en función de su tolerancia al disturbio y profundidad del suelo incluyó ambas variables. Además, las dos tuvieron importancias iguales a 1, al igual que la interacción entre ellas. El siguiente mejor modelo tuvo un $\Delta AICc = 2.1$. Es decir la tolerancia al disturbio fue un factor explicativo para la frecuencia de especies. En mayores profundidades de suelo, las especies más tolerantes al disturbio fueron las menos frecuentes (Fig. 7). Hacia las profundidades bajas de suelo, hubo un aumento en la frecuencia al inicio del gradiente de tolerancia, y después una disminución. Dicho aumento inicial está dado únicamente por dos especies con muy baja tolerancia al disturbio.

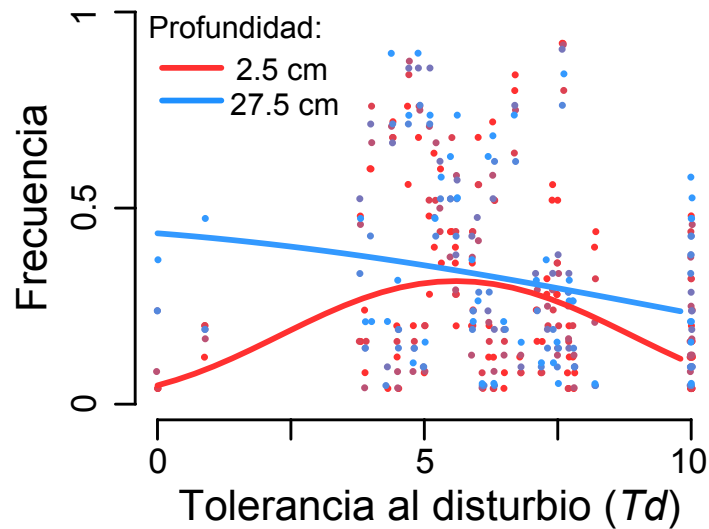


Figura 7. Frecuencia de especies en función de la tolerancia al disturbio. Se muestra la frecuencia relativa (la fracción de los sitios en los que estuvo presente una especie). La tolerancia al disturbio de las especies es la reportada por Pedraza y Martorell (2019). La profundidad del suelo se indica con un gradiente de color desde el rojo (suelos delgados) al azul (suelos profundos).

La comparación de modelos de regresión entre la frecuencia y la tolerancia a la competencia también arrojó un sólo mejor modelo, puesto que el siguiente modelo tuvo un $\Delta AICc = 2.1$. La tolerancia a la competencia está incluida como factor explicativo de la frecuencia de las especies (Tabla 4): mientras mejor competidora es una planta, mayor fue su frecuencia (Fig. 8). Al contrario de lo esperado a partir de la hipótesis de atenuación de la competencia, el patrón se observó tanto en profundidades de suelo altas como bajas, aunque la forma de la línea cambió con la profundidad. Es decir, parece ser que la competencia tuvo un efecto sobre la frecuencia de especies independientemente de la profundidad de suelo.

Tabla 4. Importancia de predictores de la frecuencia en función de la tolerancia a la competencia. Los factores incluidos son la profundidad del suelo (S) y la tolerancia a la competencia (Tc).

	S	S ²	Tc	Tc ²	S · Tc ²	S · Tc
<i>I</i>	0.96	0.90	0.93	0.96	0.86	0.84

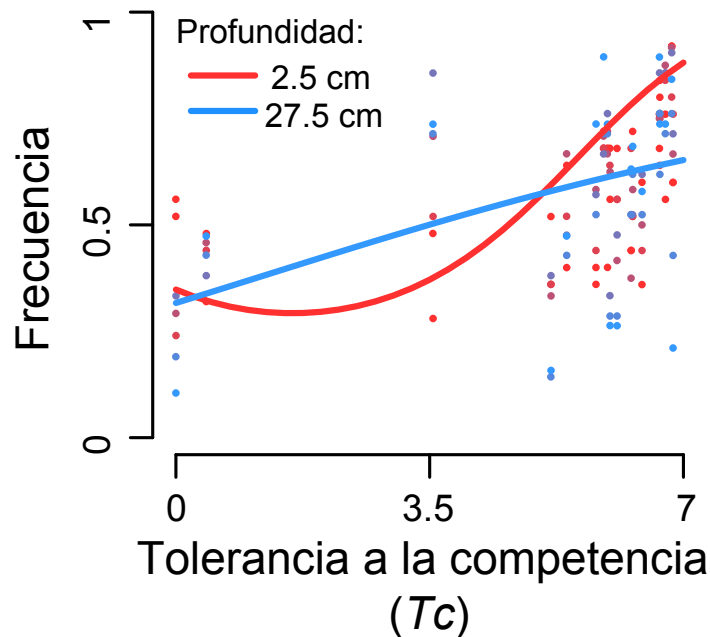


Figura 8. Frecuencia de especies en función de la tolerancia a la competencia. Se muestra la frecuencia relativa (la fracción de los sitios en los que estuvo presente una especie). La tolerancia a la competencia está basada en la propuesta de Martorell y Freckleton 2014. La profundidad del suelo se indica con un gradiente de color desde el rojo (suelos delgados) al azul (suelos profundos).

3.6 Recambio de especies

Los modelos generalizados de disimilitud (GDM) realizados para poner a prueba la existencia de patrones de recambio de especies a lo largo del gradiente de disturbio indicaron en general bajos (< 11 %) porcentajes de devianza explicada (PDE), que es una medida de bondad de ajuste del modelo, para todas las categorías de profundidad (Tabla 5).

En dos categorías de profundidad, los modelos donde que consideraron al ganado total no convergieron. La intensidad del pastoreo estuvo relacionada con el recambio de especies en algunas profundidades de suelo, mientras que en otras el resultado no difirió de lo que se esperaría por azar (Tabla 5).

Tabla 5. Porcentaje de devianza explicada de modelos generalizados de disimilitud (GDM) de recambio de especies en función de la intensidad del pastoreo. En las categorías de profundidad (*), el porcentaje de devianza explicada es distinto de lo esperado por azar.

	Categoría de profundidad	Porcentaje de devianza explicada	IC [§] 95% límite inferior	IC [§] 95% límite superior
Ganado mayor y menor por separado	1	3.932	0.015	4.958
	2	*3.234	0.009	2.660
	3	*3.657	0.005	2.422
	4	0.754	0.007	3.008
	5	*0.002	0.007	3.665
	6	*6.479	0.005	3.488
	7	2.528	0.012	5.208
Ganado total	1	1.280	0.001	2.039
	2	*11.118	0.001	2.001
	3	*5.271	0.001	1.906
	4	—	0.001	2.079
	5	2.307	0.001	2.590
	6	*8.709	0.001	1.944
	7	—	0.001	1.913

[§] IC = intervalo de confianza generado a partir de modelos aleatorizados.

La curvas de recambio de especies a lo largo del gradiente de pastoreo fueron pronunciadas en niveles bajos de pastoreo, y después se estabilizaron (Fig. 9). Al comparar dichas curvas con aquellas obtenidas al aleatorizar los datos se observó un patrón muy semejante (resultados no presentados), lo que sugiere que el patrón observado es consistente con un escenario donde la composición no cambia sistemáticamente a lo largo del gradiente de profundidad.

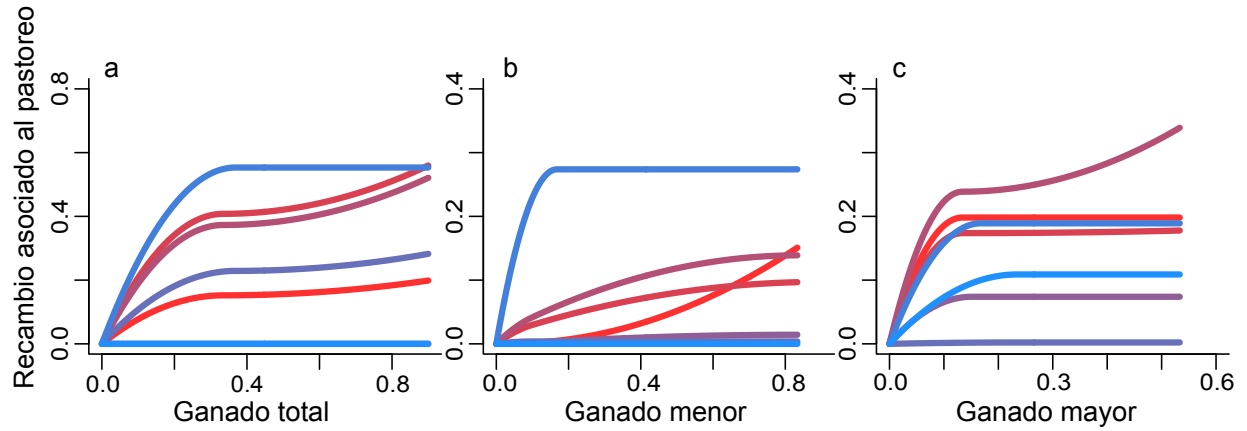


Figura 9. Recambio de especies en función la intensidad de pastoreo. La altura máxima de cada curva corresponde a la magnitud total de recambio en ese gradiente. La profundidad del suelo se indica con un gradiente de color desde el rojo (suelos delgados) al azul (suelos profundos).

4. Discusión

4.1 Biomasa en pie

La biomasa en pie se incrementó con la profundidad de suelo. Otros estudios en la zona también han determinado que la disponibilidad hídrica está relacionada positivamente con este gradiente (Villarreal-Barajas y Martorell 2009; Martorell y Martínez-López 2014). En conjunto esta evidencia corrobora que la profundidad de suelo es un buen indicador de la productividad en el sitio de estudio.

4.2 Efectos del pastoreo sobre la diversidad

4.2.1 Diversidad a lo largo del gradiente de pastoreo

La diversidad se incrementó con la profundidad del suelo (Fig. 4). En general, sucedió lo mismo con mayores intensidades de pastoreo, aunque en el caso del ganado mayor, antes del incremento de diversidad se observó una reducción hacia los niveles intermedios de pastoreo. Tanto el pastoreo como la profundidad de suelo tuvieron importancias altas al analizar tanto el gradiente de pastoreo como las series de tiempo (Tabla 1 y 2), lo que sustenta que ambos factores determinan la diversidad de la comunidad vegetal.

La relación entre la productividad y la diversidad depende de muchos factores y por lo tanto es muy variada (Hector et al. 1999; Adler et al. 2011; Grace et al. 2016). La relación positiva que encontré entre profundidad de suelo y diversidad, tanto al considerar los datos de un solo año como la serie de tiempo, sugiere que hay factores ambientales que limitan a las especies en los suelos más delgados, y por lo tanto menos productivos. Dicha limitación parece afectar especialmente a las especies raras puesto que la riqueza (0D) aumenta más fuertemente con la profundidad que el número de especies dominantes (2D).

Hay evidencia de que los diferentes tipos de ganado, y en general de herbívoros, tienen diferentes efectos sobre las comunidades vegetales (Eldridge et al. 2016; Burkepile et al. 2017; Wang et al. 2019). Esto concuerda con mis resultados dado que los modelos en los que los efectos del ganado mayor y menor se consideraron como dos factores distintos

fueron los mejores con base en el AICc. Los efectos de ambos tipos de ganado en el gradiente de disturbio fueron diferentes. Con el ganado menor, la diversidad aumentó monótonicamente (Fig. 4a, 4d), mientras que con el ganado mayor se observó una reducción en la diversidad (especialmente en 2D) con intensidades intermedias de pastoreo que posteriormente se compensó con intensidades altas (Fig. 4b, 4e). Los diferentes herbívoros que conforman el ganado tienen comportamientos y características distintas, por ejemplo con respecto a su conducta alimenticia, o la selectividad en sus dietas. Es decir, adaptan de diferente manera su conducta a condiciones como el área disponible, la diversidad vegetal del sitio, o la biomasa disponible. (Launchbaugh et al. 1990; Scimone et al. 2007; Cuchillo-Hilario et al. 2018). La agrupación realizada en este trabajo en ganado menor y mayor supone equivalencias dentro de cada grupo, es decir entre el ganado bovino y equino, y el caprino y ovino, aunque también existen diferencias entre los animales de un mismo grupo que no son abordadas en este estudio. Además, el ganado menor y el mayor suelen manejarse de manera separada. Cuando la presión de pastoreo es pequeña, el ganado puede ser más selectivo (Hardison et al. 1954; Launchbaugh et al. 1990; Cingolani et al. 2005). Esto resultaría en una comunidad poco equitativa, ya que las especies no consumidas tenderían a dominar en el sistema. Esto puede haber provocado la fuerte reducción en 2D observada en el estudio. También puede haber eliminado a las especies más apetecibles o haberlas reducido a una muy baja abundancia no detectable dado el 95% de cobertura empleado en el cálculo de 0D . Este efecto es débil en comparación con lo observado en 2D , y se compensa fuertemente con un aumento de la riqueza en presencia de una mayor cantidad de ganado. Al aumentar la intensidad del pastoreo, la liberación de espacio que éste provoca pudo reducir la competencia, permitiendo la entrada de otras especies (Koerner et al. 2018). Esto, aunado a una reducción en la selectividad y el incremento consecuente en la equitatividad de la comunidad, provocaría un aumento en 2D . Esta interpretación implicaría la existencia de una composición distinta en los sitios con mayor pastoreo, pero los análisis de diversidad beta no mostraron ninguna evidencia de un recambio direccional de especies. Por el contrario, parece haber un enriquecimiento anidado conforme aumentó la intensidad del pastoreo. Tal vez las especies más apetecibles pueden reaparecer cuando el ganado es muy abundante, gracias a que éste es menos selectivo y deja de consumirlas en grandes cantidades.

Cuando se consideró al ganado en su conjunto, se observó que el patrón de la riqueza (0D) es más similar al efecto del ganado menor, mientras que el patrón de especies dominantes (2D) es más similar al de ganado mayor. Esto parece indicar que el ganado menor tuvo un efecto mayor en la riqueza, mientras que el ganado mayor lo tuvo en la dominancia. Sin embargo, los resultados sugieren que la distinción entre tipos de ganado, y de manera general de herbívoros, es importante para entender más a fondo las interacciones ecológicas entre éstos y las comunidades vegetales, tal como se ha planteado en otros estudios (Olf y Ritchie 1998; Bakker et al. 2006; Wang et al. 2019). La distinción entre tipos de herbívoros involucra no sólo a las distintas conductas de alimentación y consumo de las plantas. También existen diferencias en los efectos por el pisoteo, que están relacionadas con aspectos como el tamaño, peso, tamaño de pesuñas, y densidad de animales (Cumming y Cumming 2003). Esto tiene efectos tanto de forma directa en las plantas, como en otros aspectos como la compactación del suelo y en su permeabilidad. La deposición de orina y excrementos también juega un papel en los ciclos de nutrientes. Los efectos diferenciales de los herbívoros son resultado de todos estos aspectos y comprenderlos más a fondo permitirá entender de manera más completa los mecanismos a través de los cuales regulan la diversidad (Augustine y McNaughton 1998).

Aunque se ha encontrado evidencia de que los efectos del pastoreo sobre la diversidad son mayores cuando hay ganado menor y mayor junto (Wang et al. 2019), los resultados no mostraron una interacción entre los dos tipos de ganado.

A diferencia de otros estudios (Singh et al. 1998; De Bello et al. 2006; Schultz et al. 2011; Burkepile et al. 2017; Rota et al. 2017), no es claro si el aumento de la diversidad debido al ganado se fortalece en condiciones de mayor productividad a lo largo del gradiente de pastoreo en mi sitio de estudio. Esto se debe a que hay incertidumbre respecto a si debe incluirse una interacción entre la productividad y el gradiente de pastoreo en los modelos (aunque el mejor modelo incluyó la interacción, éste fue indistinguible bajo el criterio de AICc de otros modelos que no lo incluyeron). Sin embargo, si dicha interacción sí opera en el sistema lo hace de manera fuerte porque a pesar de su importancia baja, tanto en 0D como en 2D el término estuvo presente en el mejor modelo (Tabla 1). Cabe recalcar que para la riqueza la interacción en cuestión es con ganado menor y para especies dominantes es con ganado mayor.

4.2.2 *Diversidad a través del tiempo*

Un gran número de los trabajos realizados para poner a prueba los efectos de la herbivoría en las comunidades vegetales se han hecho por medio de experimentos de exclusión. Al excluir al ganado de un área se puede comparar la trayectoria de una comunidad bajo este régimen, contra la de una comunidad que continua expuesta a la herbivoría.

De manera general, la diversidad aumentó dentro de las exclusiones, lo cual sugeriría que el ganado restringió la diversidad de plantas. Sin embargo, también se observó un aumento en la diversidad a lo largo del tiempo fuera de las cercas, lo cual indica que éste no necesariamente está asociado a la eliminación del ganado sino a otros factores tales como condiciones climáticas. Por ello, lo importante de estos resultados, más allá del aumento de diversidad, es la diferencia entre los tratamientos.

En condiciones de productividad alta, el pastoreo tuvo efectos positivos en la diversidad porque ésta aumentó más rápidamente fuera de las exclusiones que adentro, tanto considerando 0D como 2D . La tasa de incremento menor dentro de las exclusiones concuerda con la predicción de la hipótesis de atenuación de la competencia (Fig. 1g), donde, en ausencia de un mecanismo regulador de la competencia (el pastoreo), las especies más competitivas excluyen a otras o adquieren mayor dominancia, reduciendo la diversidad (Olf y Ritchie 1998; Odriozola et al. 2017). Para ponerlo en términos de lo observado en este experimento, sin pastoreo la diversidad aumentó más lentamente.

Por otro lado, con productividad baja se observó el patrón inverso, en el que el ganado parece haber tenido un efecto negativo en la diversidad. Esto se debe a que en estas condiciones la tasa de cambio de la diversidad fuera de las exclusiones disminuyó, mientras que hubo un aumento de la diversidad dentro de ellas. Se ha propuesto que en pastizales de productividad baja expuestos al pastoreo la eliminación del ganado puede aumentar la diversidad (Deng et al. 2014). Aunque no es posible concluir que el aumento de la diversidad en ausencia de ganado se deba a esto (porque se observó también en los tratamientos de profundidad alta), la comparación entre lo obtenido dentro y fuera de las exclusiones sí sugiere que cuando la productividad es baja el pastoreo excluye a ciertas especies, reduciendo la diversidad.

4.3 Efectos del pastoreo en la composición

La segunda parte del estudio consistió en analizar los patrones de composición de la comunidad de plantas y así obtener más información para dilucidar los mecanismos que operan para producir los efectos observados. Los análisis de anidamiento se han utilizado con el fin de asociar patrones con mecanismos (Worthen 1996; Zavaleta y Hulvey 2004; Ulrich et al. 2009).

Tres de los cuatro modelos detectaron anidamiento en las comunidades. Esto indica que hubo una pérdida ordenada de especies de los sitios con mayor diversidad a los de menor diversidad. En este caso, dado que los sitios con mayor riqueza fueron los de mayor intensidad de pastoreo, las comunidades con menos pastoreo estarían conformadas por subconjuntos de las especies presentes en aquellas con más pastoreo. La única excepción fue el modelo *tswap*, el cual es extremadamente conservador y casi nunca es capaz de detectar patrones significativos (Ulrich y Gotelli 2007; Gotelli y Ulrich 2012).

El anidamiento aumentó con la productividad en dos de los análisis, y en los demás no se observaron cambios (Fig. 6). El aumento implicaría que a mayor productividad, la pérdida de especies a lo largo del gradiente de pastoreo sería más marcada. Sin embargo, este resultado debe tomarse con cautela dado que fue respaldado únicamente por la mitad de los modelos. Es aquí donde conocer sus respectivas limitaciones es útil para poder entender mejor la diferencia entre los resultados arrojados por cada uno. Los modelos R_{00} (donde todos los totales marginales están libres) y C_0 (donde las frecuencias de las especies se mantienen fijas) son los que detectan una relación entre anidamiento y productividad, pero no así el modelo R_0 , en el cual la diversidad se mantiene fija. Esto sugiere que dicha relación depende de la variación observada entre las especies en términos de su frecuencia. Esto es, que el anidamiento aumentaría con la productividad como resultado de que hay especies que por sus características intrínsecas se encuentran en más sitios que otras. Si dicha variación se reduce, como sucede en R_0 , el cambio en el anidamiento con la productividad se desvanece.

Los factores que determinan las diferencias interespecíficas en la frecuencia discutidas en el párrafo anterior podrían ser, de acuerdo con la teoría, la tolerancia la

herbivoría o a la competencia (Milchunas et al. 1988; Díaz et al. 2007). En el primer caso, las especies más frecuentes serían las que toleran mejor el pastoreo. Esto no concuerda con lo observado en este estudio (Fig. 7). A pesar de que la tolerancia al ganado estuvo relacionada con la frecuencia de las especies, el sentido de esta relación no coincidió con lo esperado. Cabe recalcar que el incremento inicial de la tendencia en baja profundidad de suelo, que parecería coincidir parcialmente con lo predicho (Fig. 1e), puede deberse a que proviene únicamente de dos especies de plantas cuya tolerancia al disturbio es la más cercana a 0. Por otro lado, las especies que se ven menos afectadas por la competencia (las menos competitivas) fueron las más frecuentes, tanto en altas como en bajas profundidades (Fig. 8). El patrón obtenido concuerda sólo parcialmente con lo esperado, puesto que no se esperaba ver una relación entre tolerancia a la competencia y frecuencia en profundidades bajas.

El otro componente analizado de la composición de las comunidades fue el recambio. No se detectó evidencia importante de recambio de especies en la composición a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo, ni que el recambio fuese mayor en productividad alta (Fig. 9). Además, notablemente la mayoría de las curvas tienen aumentos pronunciados al inicio y después se estabilizan en el resto del gradiente de pastoreo. Al comparar estas curvas con las que se obtenían a partir de los datos aleatorizados, se observó el mismo patrón. Los porcentajes de devianza explicada por los modelos fueron bajos, y algunos ni siquiera fueron significativamente distintos a lo esperado por azar (Tabla 5). Lo anterior sugiere que no hay un recambio de especies importante asociado a la intensidad del pastoreo.

4.4 Sobre los mecanismos

Los resultados de este trabajo sugieren que la regulación de la competencia es el mecanismo principal a través del cual el ganado regula la diversidad y la composición en el pastizal, puesto que la evidencia a favor de la hipótesis de atenuación de la competencia es la más contundente. En términos de la diversidad, el aumento observado a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo fue congruente con lo que ocurrió a través del tiempo en el experimento de exclusiones, donde en alta productividad la ausencia de ganado

impactó negativamente a la diversidad. Sin embargo, en baja productividad los resultados del estudio de gradiente mostraron un ligero aumento de la diversidad con el pastoreo, mientras que a lo largo del tiempo la presencia de ganado tuvo el efecto opuesto. Además, a diferencia de los resultados del análisis en el gradiente de intensidad de pastoreo, en el experimento de exclusiones sí se observó un efecto importante de la productividad en el tipo de impacto que el pastoreo tuvo sobre la diversidad (Tabla 2; Fig. 5). Esto concuerda con patrones que se han descrito y sobre los que se ha basado gran parte de la teoría propuesta para entender los pastizales (Milchunas, Sala, and Lauenroth 1988; Cingolani, Noy-meir, and Díaz 2005). Las diferencias entre ambos estudios pueden deberse a sus características: el estudio con exclusiones fue un experimento manipulativo mientras que el de gradiente de intensidad fue un estudio observacional. Esto implica que los datos sobre los cambios en la diversidad a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo proporcionan evidencia correlativa en la cual la causalidad no es clara. El patrón observado puede deberse a que el ganado se dirige a los sitios más diversos, y no necesariamente a lo esperado si la hipótesis de atenuación de la competencia es correcta. Esto podría ser el caso en condiciones de baja productividad. Conocer de manera más detallada y directa los patrones espaciales de alimentación de los herbívoros domésticos sería un paso importante para resolver esta cuestión. Sin embargo, el experimento con exclusiones confirma que donde la productividad fue alta la presencia del ganado es la causa del aumento observado en la diversidad. En estas condiciones, más especies (0D) pudieron estar presentes en una comunidad sujeta a pastoreo, y la dominancia se repartió entre más especies (2D).

Se piensa que en ambientes más productivos las plantas más competitivas excluyen competitivamente a otras, o aumentan su dominancia en la comunidad cuando no hay herbívoros que las regulen (Grime 1973). Dicho patrón ha sido confirmado en varios estudios (Borer et al. 2014; Burkepille et al. 2017; Odriozola et al. 2017; Silva et al. 2019), aunque generalmente en escalas espaciales mucho más grandes que las empleadas en este estudio. En el presente trabajo el ganado afectó más positivamente a la diversidad donde la productividad era mayor, lo que también es congruente con la hipótesis de atenuación de la competencia. La productividad determinó fuertemente el efecto del pastoreo en la diversidad a través del tiempo (Fig. 5). Respecto al gradiente de intensidad de pastoreo, los resultados concuerdan con lo observado en el experimento de exclusión, es decir, que a

mayor productividad, el pastoreo tuvo un efecto más positivo en la diversidad. Sin embargo, la interacción entre el gradiente de pastoreo y productividad fue menos clara. Si bien la importancia de la interacción fue baja, indicando que no necesariamente debe ser tomada en cuenta, su efecto probablemente es fuerte porque estuvo presente en el mejor modelo (aunque no en todos los mejores modelos bajo el criterio de $\Delta AICc < 2$) y su efecto puede notarse en el modelo promedio. (Tabla 1, Fig. 4).

En términos de la composición, los patrones anidados a través del gradiente de disturbio y de productividad forman parte de las predicciones tanto de la hipótesis de compensación insuficiente como de la hipótesis de atenuación de la competencia (Fig. 1). La relación entre el anidamiento y la productividad es una de las distinciones entre ambas. Aunque la evidencia en este sentido no fue concluyente porque no todos los modelos respaldaron la relación positiva esperada en la hipótesis de atenuación de la competencia, en ningún caso se observó la relación negativa predicha por la hipótesis de compensación insuficiente. Ahondando en cualidades específicas de las especies para distinguir entre mecanismos, el hecho de que las especies más frecuentes hayan sido las menos afectadas por la competencia contribuye a la evidencia a favor de la hipótesis de atenuación de la competencia.

En general, en ambientes áridos se ha encontrado evidencia de que el pastoreo provoca la extinción local de especies que no pueden compensar la pérdida de biomasa, especialmente en los ambientes con menor productividad (Eldridge et al. 2016; Török et al. 2018). Hay cierta evidencia a favor de que este proceso podría operar en suelos delgados. Aunque esta tendencia no se observó en el gradiente de intensidad de pastoreo, sí hubo una disminución de la diversidad a través del tiempo en condiciones de baja productividad fuera de las exclusiones (Fig. 5). En suelos delgados también se observó que las especies menos tolerantes al ganado tenían frecuencias muy bajas y que aquellas con tolerancias intermedias eran más frecuentes (Fig. 7), lo que también sería consistente con la hipótesis de compensación insuficiente. Sin embargo, esta tendencia al aumento en la frecuencia no se observó a lo largo de todo el gradiente de tolerancia al pastoreo y se debe solo a dos especies (*Muhlenbergia rigida* y *Stenandrium dulce*), lo que pone en entredicho la validez de esta hipótesis.

Hay evidencia de que en ambientes áridos las plantas poseen atributos que les permiten tolerar o evadir el pastoreo (Díaz et al. 2007), tal como lo postula la hipótesis de evolución convergente. En el sitio de estudio esto parece cumplirse, ya que la mayoría de las especies son tolerantes a la ganadería, y hasta se ven favorecidas por la misma (Pedraza y Martorell 2019). En términos de mecanismos de defensa, aunque la presencia de espinas no es común entre las especies del sitio de estudio, probablemente las especies cuentan con otros mecanismos como la presencia de sílice en los pastos, o metabolitos secundarios fenólicos en las herbáceas. Se ha reportado que estas estrategias se ven favorecidas en condiciones de estrés ambiental (Augustine y McNaughton 1998; Massey et al. 2007). De acuerdo con la hipótesis de evolución convergente, la tolerancia provocaría que el efecto del pastoreo fuera menor en condiciones de baja productividad que de alta. El hecho de que la diversidad cambió menos a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo en suelos delgados que en los profundos podría apoyar la hipótesis de evolución convergente. Sin embargo, en el experimento de exclusiones el efecto del ganado fue marcado aún en sitios de baja productividad. En términos de la composición, puesto que se ha propuesto que los atributos que confieren tolerancia a la aridez y a la ganadería son convergentes, se esperaría un menor recambio de especies en un gradiente de pastoreo en condiciones áridas (Milchunas et al. 1988, 1989; Cingolani et al. 2005). Este estudio no encontró evidencia clara de esto. Sin embargo, el trabajo no se enfocó en analizar si ha ocurrido un recambio de especies a lo largo del tiempo. Sería interesante analizar esto en futuros trabajos, puesto que existen diversos estudios enfocados al efecto temporal del ganado en la dinámica de los pastizales (Elmendorf y Harrison 2009; Porensky et al. 2016).

4.5 Implicaciones para el manejo

El manejo de pastizales es un tema de gran relevancia tomando en cuenta que la ganadería es uno de los principales usos de suelo a nivel mundial. Los estudios que se han concentrado en la relación entre la herbivoría de ganado doméstico y la diversidad concuerdan en que las condiciones particulares de cada sitio deben ser tomadas en cuenta antes de generar recomendaciones de manejo que busquen conservar la diversidad

(Milchunas y Lauenroth 1993; Lunt et al. 2007; Mcsherry y Ritchie 2013; Borer et al. 2014; Rota et al. 2017).

En el pastizal de Concepción Buenavista se encontró evidencia de que el ganado juega un papel en el mantenimiento de la diversidad del pastizal a través de la regulación de la competencia. Esto significa que la eliminación del pastoreo podría llevar a una disminución en la diversidad vegetal dado que ciertas especies más competitivas eliminarían a otras (Collins et al. 1998). Sin embargo, la evidencia presentada también muestra que esto depende de la profundidad de suelo. En zonas de baja profundidad el efecto del ganado es potencialmente negativo, por lo que un manejo diferencial del territorios dependiendo de las características del suelo sería beneficioso para mantener la diversidad.

Además, en términos de conservación y de manejo, es importante plantearse si mayor diversidad es siempre el estado deseado. Frecuentemente los esfuerzos de conservación se enfocan en especies de interés particular, como las especies endémicas o en peligro de extinción. Hay dos especies endémicas de los pastizales del norte de Oaxaca, y presentes en el sitio de estudio: *Sedum oteroi* y *Mammillaria hernandezii*. La densidad de ambas especies aumenta con el pastoreo, pero decae cuando éste es excesivo (Ureta y Martorell 2009; Pedraza y Martorell 2019). Las tasas de crecimiento poblacional de *M. hernandezii* son mayores en presencia de ganado en un sitio con suelos profundos y relativamente poco pastoreo. La tasa de crecimiento poblacional es aún mayor en otro sitio con más ganadería y suelos delgados, pero allí la exclusión del ganado resulta favorable (Ureta y Martorell 2009). Esto apoya la idea de que el ganado no solo aumenta la diversidad, sino que puede favorecer a las especies importantes para la conservación, así como a especies a las que no se les ha dado particular importancia, al tiempo que indica que hay que ejercer cierta cautela en los sitios donde los suelos son más delgados. Esto supone un reto en cuanto a formular recomendaciones sobre la intensidad de pastoreo en número de cabezas de ganado por hectárea, que es la medida generalmente utilizada por agrónomos. Para generar recomendaciones concretas en este respecto sería fundamental tener datos directos de la intensidad de pastoreo en número de cabezas de ganado, además de mediciones a mayor escala de la productividad del pastizal. De esta forma podría calcularse

el coeficiente de agostadero, término utilizado por los agrónomos para referirse al área necesaria para mantener de manera sostenible a una unidad animal.

Los resultados obtenidos en este trabajo deberían influir en las recomendaciones de un manejo que tomara en cuenta la conservación de la diversidad vegetal, sobre todo en términos de la heterogeneidad del pastizal y del consecuente efecto diferencial que el ganado puede tener en él.

Literatura citada

- Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Harpole, W. S., Halloran, L. R. O., Grace, J. B., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. a, Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, C., Cleland, E. E., y Collins, S. L. 2011. Productivity Is a Poor Predictor of Plant Species Richness. *Science*, 333(6050), 1750–1754.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., y Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(March), 1227–1239.
- Arnan, X., Leal, I. R., Tabarelli, M., Andrade, J. F., Barros, M. F., Câmara, T., Jamelli, D., Knoechelmann, C. M., Menezes, T. G. C., Menezes, A. G. S., Oliveira, F. M. P., de Paula, A. S., Pereira, S. C., Rito, K. F., Sfair, J. C., Siqueira, F. F. S., Souza, D. G., Specht, M. J., Vieira, L. A., ... Andersen, A. N. 2018. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. *Ecological Indicators*, 94(July), 274–282.
- Augustine, D. J., y McNaughton, S. J. 1998. Ungulate Effects on the Functional Species Composition of Plant Communities : Herbivore Selectivity and Plant Tolerance
Author (s): David J . Augustine and Samuel J . McNaughton Published by : Wiley on behalf of the Wildlife Society Stable URL : <http://>. *The Journal of Wildlife Management*, 62(4), 1165–1183.
- Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olf, H., Milchunas, D. G., y Knops, J. M. H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9(7), 780–788.
- Bartoń, K. 2019. *MuMIn: Multi-Model Inference* (R package version 1.43.15).
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., y Walker, S. C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. En *Journal of Statistical Software* (Vol. 67, Número 1, pp. 1–48).
Journal of Statistical Software.
- Belovsky, G. E., Schmitz, O. J., Slade, J. B., y Dawson, T. J. 1991. Effects of spines and

- thorns on Australian arid zone herbivores of different body masses. *Oecologia*, 4(88), 521–528.
- Belsky, A. J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 187–200.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., Adler, P. B., Alberti, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L., Blumenthal, D., Brown, C. S., Brudvig, L. A., Buckley, Y. M., Cadotte, M., Chu, C., Cleland, E. E., Crawley, M. J., ... Yang, L. H. 2014. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508(7497), 517–520.
- Burkepile, D. E., Fynn, R. W. S., Thompson, D. I., Lemoine, N. P., Koerner, S. E., Eby, S., Hagenah, N., Wilcox, K. R., Collins, S. L., Kirkman, K. P., Knapp, A. K., y Smith, M. D. 2017. Herbivore size matters for productivity–richness relationships in African savannas. *Journal of Ecology*, 105(3), 674–686.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., y Huyvaert, K. P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35.
- Cayssials, V., y Rodríguez, C. 2018. The adaptive value of grass traits in response to grazing. *Journal of Plant Ecology*, 11(2), 248–255.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.
- Chao, A., y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
- Chase, J., Abrams, P. A., Grover, J., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Richards, S., Nisbet, R., y Case, T. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology letters*, 5(2), 302–315.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366.
- Cingolani, A. M., Noy-meir, I., y Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15(2), 757–773.

- Collins, S. L., Knapp, A. K., Briggs, J. M., Blair, J. M., y Steinauer, E. M. 1998. Modulation of Diversity by Grazing and Mowing in Native Tallgrass Prairie. *Science*, 280(5364), 745–747.
- Cooper, S. M., y Owen-Smith, N. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, 68(3), 446–455.
- Cruz-Cisneros, R., y Rzedowski, J. 1980. Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme, Alta Mixteca, (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México*, 22, 19–84.
- Cuchillo-Hilario, M., Wrage-Mönnig, N., y Isselstein, J. 2018. Forage selectivity by cattle and sheep co-grazing swards differing in plant species diversity. *Grass and Forage Science*, 73(2), 320–329.
- Cumming, D. H. M., y Cumming, G. S. 2003. Ungulate community structure and ecological processes: Body size, hoof area and trampling in African savannas. *Oecologia*, 134(4), 560–568.
- De Bello, F., Lepš, J., y Sebastià, M. T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29(6), 801–810.
- Deng, L., Zhang, Z., y Shangguan, Z. 2014. Long-term fencing effects on plant diversity and soil properties in China. *Soil and Tillage Research*, 137, 7–15.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., y Campbell, B. D. 2007. Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), 313–341.
- Eldridge, D. J., Poore, A. G. B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M., y Soliveres, S. 2016. Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications*, 26(4), 1273–1283.
- Elmendorf, S. C., y Harrison, S. P. 2009. Temporal variability and nestedness in California grassland species composition. *Ecology*, 90(6), 1492–1497.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., y Richardson, K. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13(3), 252–264.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Normand, S., Svenning, J. C., Ferrier, S., Gove, A. D., y

- Dunn, R. R. 2013. Environmental and historical imprints on beta diversity: Insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768).
- García, A. H. 1996. La caprinocultura en la mixteca oaxaqueña. Orígenes. En *Ciencias* (Vol. 44, pp. 28–31).
- Gotelli, N. J. 2000. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*, 81(9), 2606–2621.
- Gotelli, N. J., y Ulrich, W. 2012. Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*, 121(2), 171–180.
- Grace, J. B., Anderson, T. M., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E. M., Pärtel, M., Bakker, J. D., Buckley, Y. M., Crawley, M. J., Damschen, E. I., Davies, K. F., Fay, P. A., Firn, J., Gruner, D. S., Hector, A., ... Smith, M. D. 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529(7586), 390–393.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344–347.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250(5461), 26–31.
- Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E., y Santiago-Romero, H. 2010. La Transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta Oaxaqueña desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar*, 14(40), 61–68.
- Halpern, M., Raats, D., y Lev-Yadun, S. 2007. Plant biological warfare: Thorns inject pathogenic bacteria into herbivores. *Environmental Microbiology*, 9(3), 584–592.
- Hardison, W. A., Reid, J. T., Martin, C. M., y Woolfolk, P. G. 1954. Degree of Herbage Selection by Grazing Cattle. *Journal of Dairy Science*, 37(1), 89–102.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., ... Lawton, J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123–1127.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and

- extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456.
- Hsieh, T., Ma, K., y Chao, A. 2018. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. En *R package* (R package version 2.0.17).
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Opinion*, 113(2), 363–375.
- Koerner, S. E., Smith, M. D., Burkepille, D. E., Hanan, N. P., Avolio, M. L., Collins, S. L., Knapp, A. K., Lemoine, N. P., Forrestel, E. J., Eby, S., Thompson, D. I., Aguado-Santacruz, G. A., Anderson, J. P., Anderson, T. M., Angassa, A., Bagchi, S., Bakker, E. S., Bastin, G., Baur, L. E., ... Zelikova, T. J. 2018. Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology and Evolution*, 2(12), 1925–1932.
- Launchbaugh, K. L., Stuth, J. W., y Holloway, J. W. 1990. Influence of range site on diet selection and nutrient intake of cattle. *Journal of Range Management*, 43(2), 109–116.
- Lunt, I. D., Eldridge, D. J., Morgan, J. W., y Witt, G. \nBrad. 2007. A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Australian Journal of Botany*, 55(4), 401–415.
- Martorell, C., y Freckleton, R. P. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology*, 102(1), 74–85.
- Martorell, C., y Martínez-López, M. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos*, 123(2), 225–231.
- Martorell, C., y Peters, E. M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199–207.
- Martorell, C., Zepeda, V., Martínez-Blancas, A., García-Meza, D., y Pedraza, F. 2017. A diversity world record in a grassland at Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, 95(1), 1–7.
- Massey, F. P., Ennos, A. R., y Hartley, S. E. 2007. Grasses and the resource availability hypothesis: The importance of silica-based defences. *Journal of Ecology*, 95(3), 414–424.

- Mcsherry, M. E., y Ritchie, M. E. 2013. Effects of grazing on grassland soil carbon: A global review. *Global Change Biology*, 19(5), 1347–1357.
- Milchunas, D. G., y Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs, Ecological Society of America*, 63(4), 328–366.
- 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(1), 11–23.
- Milchunas, D. G., Sala, O. E., y Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132(1), 87–106.
- Odriozola, I., García-Baquero, G., Fortin, M. J., Laskurain, N. A., y Aldezabal, A. 2017. Grazing exclusion unleashes competitive plant responses in Iberian Atlantic mountain grasslands. *Applied Vegetation Science*, 20(1), 50–61.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., y Wagner, H. 2019. *Vegan: community ecology package* (R package version 2.5-6).
- Olf, H., y Ritchie, M. E. 1998. Effects of herbivores on Grassland Plant Diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 261–265.
- Pedraza, F., y Martorell, C. 2019. Allocating species in Grime's strategy space: An alternative to trait-based approaches. *Botanical Sciences*, 97(4), 649–660.
- Porensky, L. M., Mueller, K. E., Augustine, D. J., y Derner, J. D. 2016. Thresholds and gradients in a semi-arid grassland: long-term grazing treatments induce slow, continuous and reversible vegetation change. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1013–1022.
- Proulx, M., y Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient rich ecosystems. *Ecology*, 79(8), 2581–2592.
- R Core Team, 3.5.1. 2018. A Language and Environment for Statistical Computing. En *R Foundation for Statistical Computing* (Vol. 2, p. <https://www.R-project.org>).
- Rota, C., Manzano, P., Carmona, C. P., Malo, J. E., y Peco, B. 2017. Plant community assembly in Mediterranean grasslands: understanding the interplay between grazing

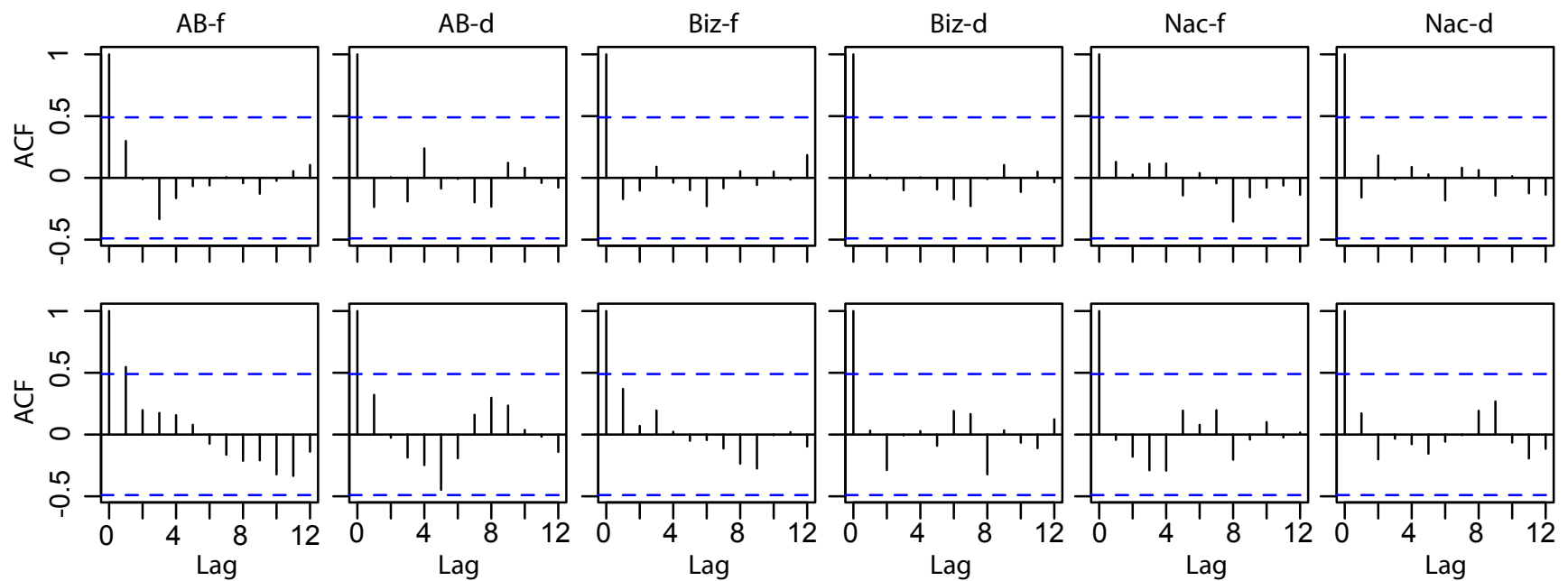
- and spatio-temporal water availability. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), 149–159.
- Schultz, N. L., Morgan, J. W., y Lunt, I. D. 2011. Effects of grazing exclusion on plant species richness and phytomass accumulation vary across a regional productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 130–142.
- Scimone, M., Rook, A. J., Garel, J. P., y Sahin, N. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on grazing systems: 3. Effects on diversity of vegetation. *Grass and Forage Science*, 62(2), 172–184.
- Seymour, C. L., Milton, S. J., Joseph, G. S., Dean, W. R. J., Dithobolo, T., y Cumming, G. S. 2010. Twenty years of rest returns grazing potential, but not palatable plant diversity, to Karoo rangeland, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 859–867.
- Silva, V., Catry, F. X., Fernandes, P. M., Rego, F. C., Paes, P., Nunes, L., Caperta, A. D., Sérgio, C., y Bugalho, M. N. 2019. Effects of grazing on plant composition, conservation status and ecosystem services of Natura 2000 shrub-grassland habitat types. *Biodiversity and Conservation*, 28(5), 1205–1224.
- Singh, J. S., Milchunas, D. G., y Lauenroth, W. K. 1998. Soil water dynamics and vegetation patterns in a semiarid grassland. *Plant Ecology*, 134(1), 77–89.
- Symonds, M. R. E., y Moussalli, A. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13–21.
- Török, P., Penksza, K., Tóth, E., Kelemen, A., Sonkoly, J., y Tóthmérész, B. 2018. Vegetation type and grazing intensity jointly shape grazing effects on grassland biodiversity. *Ecology and Evolution*, 8(20), 10326–10335.
- Ulrich, W., y Almeida-Neto, M. 2012. On the meanings of nestedness: Back to the basics. *Ecography*, 35(10), 865–871.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., y Gotelli, N. J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118(1), 3–17.
- Ulrich, W., y Gotelli, N. J. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88(7), 1824–1831.
- Ureta, C., y Martorell, C. 2009. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics

- restoration. *Biological Conservation*, 142(10), 1992–2001.
- Villarreal-Barajas, T., y Martorell, C. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science*, 20(6), 1027–1040.
- Wang, L., Delgado-Baquerizo, M., Wang, D., Isbell, F., Liu, J., Feng, C., Liu, J., Zhong, Z., Zhu, H., Yuan, X., Chang, Q., y Liu, C. 2019. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(13), 6187–6192.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213–227.
- Worthen, W. B. 1996. Community Composition and Nested-Subset Analyses: Basic Descriptors for Community Ecology. *Oikos*, 76(3), 417–426.
- Xiong, D., Shi, P., Zhang, X., y Zou, C. B. 2016. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and plant diversity in grasslands of China—A meta-analysis. *Ecological Engineering*, 94, 647–655.
- Zavaleta, E. S., y Hulvey, K. B. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306(5699), 1175–1177.

Anexos

Anexo 1- Mejores modelos de diversidad en función de la intensidad de pastoreo por ganado total y la profundidad del suelo. Se muestran sólo aquéllos con $\Delta AICc < 2$. Las variables presentes son ganado total (G), profundidad de suelo (S), sus términos cuadráticos, y las interacciones entre ellos. Para obtener el $\Delta AICc$ con respecto a los modelos que distinguen entre ganado menor y ganado mayor (Tabla 1) se le debe sumar 4.55 a los valores de $\Delta AICc$ correspondientes a los modelos de 0D , y 7.256 a los valores de $AICc$ de los modelos de 2D de esta tabla.

	G	G ²	S	S ²	G*S	G*S ²	G ² *S	$\Delta AICc$
0D	+		+		+			0.000
	+	+	+				+	0.724
	+		+					0.825
	+	+	+		+			1.145
	+	+	+					1.275
			+					1.296
	+		+	+		+		1.475
	+		+	+	+			1.491
	+		+	+				1.926
<i>I</i>	0.879	0.450	0.901	0.388	0.353	0.135	0.179	
2D	+	+	+					0.000
	+	+						1.853
<i>I</i>	0.973	0.959	0.861	0.266	0.207	0.063	0.205	



Anexo 2- Coeficiente de auto-correlación a través de la serie de tiempo para los sitios donde se realizó el experimento del efecto del pastoreo en la diversidad a través del tiempo. Los abreviaturas representan los nombres de los sitios: AB= Agua Blanca, Biz = Biznaga, Nac = Nacusenye. Respecto a las exclusiones: f = fuera de la exclusión, d = dentro de la exclusión.

Anexo 3. Especies encontradas en el estudio. Se muestran las especies identificadas y su presencia en las diferentes categorías de profundidad numeradas de 1 a 7. Se muestra su presencia en el gradiente de pastoreo (G), y en el experimento de exclusiones (D = Dentro, F= Fuera). Se encontraron 30 especies adicionales que no se presentan por no haber sido identificadas. Se marcan con ** las especies que se han identificado como introducidas.

Especie	1			2			3			4			5			6			7		
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F
<i>Arenaria lanuginosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aristida adscensionis</i> **	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aristida divaricata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aristida schiedeana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bidens odorata</i>																					1
<i>Bidens pilosa</i>				1		1															1
<i>Botriochloa reevesi</i>	1			1																	
<i>Bouteloua chondrosioides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bouteloua hirsuta</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bouteloua polymorpha</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bouteloua repens</i>	1			1			1					1			1					1	
<i>Bouteloua scorpioides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bouteloua simplex</i>												1			1						
<i>Brickellia veronicifolia</i>			1		1						1										
<i>Buchnera pusilla</i>		1		1	1	1		1	1		1	1	1	1		1	1	1	1	1	1
<i>Bulbostylis tenuifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Calliandra humilis</i>			1			1	1		1	1	1	1		1	1				1	1	
<i>Carex peucophila</i>									1												
<i>Cordia virescens</i>	1			1	1										1	1			1		
<i>Cordia virescens</i>	1																				

Especie	1			2			3			4			5			6			7			
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	
<i>Cheilanthes lendigera</i>			1				1		1													
<i>Chenopodium graveolens</i>						1																
<i>Conyza filaginoides</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	
<i>Coreopsis mutica</i>						1																
<i>Coryphantha pseudoradians</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1					1	1	1	
<i>Croton ehrenbergii</i>	1																					
<i>Crusea diversifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cyperus seslerioides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cyperus squarrosus</i>			1	1		1						1			1							
<i>Dalea foliolosa</i>						1			1										1	1		
<i>Dalea sericea</i>	1		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1	1		1			1	
<i>Dichondra argentea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dichromanthus michuacanus</i>							1	1		1	1		1	1		1			1	1		
<i>Digitaria bicornis **</i>	1		1	1		1	1			1			1			1				1		
<i>Dodonaea viscosa</i>			1			1																
<i>Dyssodia papposa</i>	1		1	1	1	1		1	1	1			1	1		1	1	1	1	1	1	
<i>Echeandia flavescens</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Echinocereus pulchellus</i>						1																
<i>Eragrostis mexicana</i>			1			1			1						1							
<i>Eragrostis pectinacea</i>										1					1							
<i>Euphorbia dentata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		1		1	1		1	1		1	1			
<i>Euphorbia indivisa</i>	1			1			1	1		1	1		1	1		1	1		1	1		
<i>Euphorbia macropodoides</i>							1			1			1		1				1			1
<i>Euphorbia mendezii</i>	1			1			1			1			1		1				1			
<i>Euphorbia radians</i>															1					1		
<i>Euphorbia radioloides</i>	1						1															

Especie	1			2			3			4			5			6			7			
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	
<i>Euphorbia spellenbergiana</i>																						1
<i>Euphorbia tricolor</i>	1	1			1		1	1		1	1		1		1				1			
<i>Evolvulus alsinoides</i>					1	1	1		1	1			1		1			1	1			1
<i>Evolvulus sericeus</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ferocactus recurvus</i>	1	1		1	1					1	1											
<i>Fimbristylis dichotoma</i>															1					1		
<i>Florestina purpurea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Helianthemum glomeratum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Helianthemum patens</i>									1	1		1			1				1			1
<i>Heterosperma pinnatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hilaria cenchroides</i>	1			1	1		1	1	1	1		1	1		1	1			1	1		
<i>Ipomoea capillacea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ipomoea plummerae</i>		1		1	1		1	1		1	1		1		1				1			
<i>Lobelia nana</i>			1			1		1		1			1	1		1	1	1	1	1	1	1
<i>Loeselia coerulea</i>	1	1	1	1		1	1	1	1		1	1		1					1	1	1	1
<i>Lopezia racemosa</i>			1																			
<i>Lycianthes peduncularis</i>										1		1		1		1	1	1				
<i>Macroptilium gibbosifolium</i>							1								1							
<i>Mammillaria hernandezii</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1									1
<i>Mammillaria mystax</i>			1																			
<i>Mammillaria uncinata</i>				1																		
<i>Mecardonia procumbens</i>												1										
<i>Melampodium sericeum</i>					1					1			1		1	1					1	
<i>Melinis repens **</i>	1			1	1		1	1				1							1			
<i>Microchloa kunthii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Milla biflora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>			1																			

Especie	1			2			3			4			5			6			7		
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F
<i>Muhlenbergia implicata</i>	1		1			1									1				1		
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
<i>Muhlenbergia phalaroides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Muhlenbergia rigida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1
<i>Nothoscordum bivalve</i>	1			1			1			1			1	1		1	1		1	1	
<i>Ophioglossum engelmannii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Opuntia pilifera</i>						1			1	1	1		1	1		1				1	
<i>Opuntia sp.</i>				1		1															
<i>Oxalis decaphylla</i>				1																	
<i>Oxalis lunulata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Panicum hallii</i>				1					1				1			1					
<i>Paspalum convexum</i>				1						1			1		1			1	1		
<i>Paspalum convexum</i>			1	1	1	1	1		1									1	1		1
<i>Phemeranthus oligospermus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1			1	1		1		
<i>Phlebodium aureum</i>									1												
<i>Pittocaulon praecox</i>				1	1	1									1						
<i>Plantago nivea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polianthes bicolor</i>			1					1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	
<i>Polygala compacta</i>	1		1	1																	
<i>Polygala mexicana</i>															1						
<i>Porophyllum linaria</i>		1	1		1		1	1		1	1	1	1			1			1	1	
<i>Portulaca pilosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1		1			1		
<i>Richardia tricocca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ruellia lactea</i>										1			1								
<i>Salvia axillaris</i>	1	1		1	1		1	1		1	1		1	1		1	1		1	1	
<i>Salvia axillaris</i>															1				1		
<i>Salvia misella</i>							1														

Especie	1			2			3			4			5			6			7		
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F
<i>Sanvitalia procumbens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sanvitalia procumbens</i>		1			1			1	1			1									
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1		1	1		1	1	
<i>Schizachyrium tenerum</i>	1	1		1	1		1			1	1		1	1					1	1	
<i>Schkuhria pinnata</i>		1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sedum oaxacanum</i>	1	1			1		1	1		1											
<i>Sedum oteroi</i>	1	1	1		1	1	1	1		1											
<i>Selaginella lepidophylla</i>	1			1			1			1											
<i>Setaria parviflora</i>	1			1	1	1	1	1	1	1	1		1	1		1	1		1	1	
<i>Sida abutifolia</i>					1																1
<i>Sporobolus tenuissimus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
<i>Stenandrium dulce</i>	1	1		1			1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stevia ephemera</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Tagetes erecta</i>					1			1					1			1					1
<i>Tagetes lunulata</i>	1		1	1		1	1		1						1				1		
<i>Tagetes micrantha</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Thymophylla aurantiaca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Tigridia bicolor</i>			1	1		1	1		1	1	1	1			1	1			1	1	
<i>Tradescantia crassifolia</i>				1																	
<i>Tridax coronopifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trifolium amabile</i>					1			1						1				1		1	
<i>Tripogandra purpurascens</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1			1	1	
<i>Tripogon spicatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1
<i>Urochloa meziana</i>					1																
<i>Valeriana laciniosa</i>					1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Verbena canescens</i>																					1
<i>Zinnia peruviana</i>										1											

Especie	1			2			3			4			5			6			7			
	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	G	D	F	
<i>Zornia reticulata</i>	1			1						1			1			1						1