



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**Escuela Nacional de Estudios Profesionales
"ZARAGOZA"**

**ESTUDIOS EXPERIMENTALES SOBRE LA SUCESION
SECUNDARIA EN AGOSTADEROS DE "EL GRAN
TUNAL," SAN LUIS POTOSI.**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
IRMA VICTORIA RIVAS MANZANO



México, D. F.

1984



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.

RESUMEN

Los agostaderos semiáridos del centro de México han sido objeto de intensa utilización en las últimas décadas. Este patrón de utilización ha provocado la ocurrencia, sobre extensas áreas, de comunidades con indicios bióticos y abióticos de una retrogradación sucesional. Esto ha implicado una disminución en las poblaciones de plantas más preferidas por los animales domésticos. La sucesión ecológica en estos ambientes ha sido poco estudiada. Debido a sus características climáticas limitantes, el cambio vegetacional es lento y las series con etapas sucesionales bien definidas son poco comunes. El efecto que el pastoreo puede tener sobre la secuencia de reemplazo de especies, la dirección y la tasa del cambio en la sucesión es poco conocido. Cualquier cambio en el patrón de uso de estos recursos a través de un manejo más eficiente del pastoreo puede ocasionar cambios poblacionales y a nivel comunidad cuya tendencia y magnitud son insuficientemente conocidos. Los objetivos de este trabajo son: (1) determinar las diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en agostaderos con tres años de exclusión y con pastoreo continuo, (2) determinar cambios poblacionales de la gramínea dominante (Bouteloua gracilis) ante la eliminación selectiva de especies, y (3) definir las especies que permitan predecir la dirección del cambio sucesional en años venideros.

La composición florística del agostadero con tres años de exclusión es esencialmente la misma que la que presenta el área bajo pastoreo continuo. Sin embargo, existen diferencias significativas en las densidades y frecuencias de algunas especies. Entre estas especies se encuentran

Bouteloua gracilis (862.4 vs. 170.1 tallos/m², en exclusión y pastoreo respectivamente) y Dalea foliolosa (13.0 vs. 1.8 individuos/m²) abundantes en la condición de exclusión, y Bouteloua simplex (0.04 vs. 13.4 individuos/m²) y Jatropha spathulata (4.2 vs. 12.7 tallos/m²) abundantes en la condición de pastoreo.

La eliminación selectiva de especies provocó respuesta en las poblaciones de Bouteloua gracilis, solo para la condición de pastoreo ($F_{2,28} = 6.21, P > .01$). Otras especies que fueron susceptibles a la modificación de la composición florística en condiciones de exclusión y pastoreo fueron Bahia schaffneri, Bouteloua simplex, Dalea foliolosa y Evolvulus alsinoides. Los resultados de este trabajo proveen bases para el estudio de interacciones entre pares y grupos de especies con respuestas contrarias o similares ante el pastoreo, y permite sugerir algunas secuencias de reemplazo sucesional bajo diferentes niveles de perturbación por pastoreo.

INDICE DE CONTENIDO

	Páginas
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	5
Sucesión ecológica.	
1. Estudio de la sucesión ecológica	5
2. Causas de la sucesión ecológica	6
Factores que afectan la organización de la comunidad	8
Efecto de las perturbaciones sobre la organización de la comunidad.	8
Las comunidades de pastizal y la perturbación.	
1. Características de los pastizales	10
2. Efecto del pastoreo en comunidades de pastizal	13
Características de las plantas en las diferentes etapas del desarrollo de la comunidad.	16
Sucesión en zonas áridas.	18
OBJETIVOS	20
HIPOTESIS	20
MATERIALES Y METODOS	20
Descripción del área de estudio.	21
Arreglo de tratamientos.	21
Métodos de evaluación y análisis.	24

	Páginas
RESULTADOS	28
Diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en condiciones de pastoreo y exclusión.	28
Respuestas a la exclusión del pastoreo.	31
Respuestas poblacionales de <u>Bouteloua gracilis</u> a la exclusión.	39
Cambios poblacionales de <u>B. gracilis</u> como respuesta a la eliminación selectiva de especies.	45
Respuesta de las gramíneas a la eliminación selectiva de especies.	48
Respuestas de las especies no gramíneas a la eliminación selectiva de especies.	51
DISCUSION	54
Diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en condiciones de pastoreo y exclusión.	54
Respuestas poblacionales de <u>Bouteloua gracilis</u> a la exclusión.	58
Cambios poblacionales de <u>Bouteloua gracilis</u> como respuesta a la eliminación selectiva de especies.	59
Respuesta a la eliminación selectiva de especies.	64

	Páginas
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA	69
APENDICE	80

INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Precipitación media mensual (mm), temperatura máxima media, mínima media y media mensual (°C) registradas durante 1983 en la estación meteorológica Santiago, San Luis Potosí.	22
2	Composición florística y clases de la frecuencia relativa de especies en condiciones de exclusión y pastoreo continuo.	
	A. PASTOREO	29
	B. EXCLUSION	30
3	Especies cuya frecuencia no se alteró por la suspensión del pastoreo. Los valores de densidad para cada especie se muestran en el Cuadro A-2 del Apéndice.	32
4	Especies cuya frecuencia muestra indicios de ser alterada por la suspensión del pastoreo. Se indica la condición en que se observó el mayor valor de frecuencia y densidad. Los valores numéricos de densidad se muestran en el Cuadro A-2 del Apéndice.	33

Cuadro	Página	
5	Especies que presentan cambios notables en sus frecuencias con la suspensión del pastoreo. Se indica la condición en que se observó el mayor valor de cada atributo.	34
6	Densidad poblacional y probabilidades asociadas con los valores de la prueba U de Mann-Whitney ($N_1 = N_2 = 25$) para las especies más frecuentes.	35
7	Análisis de varianza con dos criterios de clasificación para el número de tallos por cepa (NT), relación tallos reproductivos/tallos vegetativos (R/V) y alturas de tallos (ALT) de <u>Bouteloua gracilis</u> .	49
8	Resultados de pruebas de U de Mann-Whitney para determinar efecto de eliminación selectiva de especies sobre las gramíneas. Solamente se muestran resultados de aquellas comparaciones para las cuales se dispuso de no menos del 40% de frecuencia (presencia en no menos de 10 cuadrados de muestreo). El a E4 y P1 a P4 corresponden a los tratamientos establecidos descritos en Materiales y Métodos. El tratamiento entre paréntesis representa la mayor densidad.	52

Cuadro	Página
<p>9 Probabilidades asociadas con los valores de la prueba de Kruskal-Wallis para determinar el efecto de eliminación selectiva de especies sobre las herbáceas no gramíneas. Solamente se muestran resultados de aquellas comparaciones para las cuales se dispuso de no menos del 40% de frecuencia. El a E4 y P1 a P4 corresponden a tratamientos descritos en Materiales y Métodos. El tratamiento entre paréntesis representa la mayor densidad.</p>	53
<p>A-1 Especies presentes en el sitio de estudio.</p>	81
<p>A-2 Densidad (número de individuos/m²) de especies presentes en los cuadrados testigo en condiciones de exclusión y pastoreo. En el caso de las gramíneas perennes (*), la densidad está expresada como número de tallos vegetativos y reproductivos/m².</p>	88

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Distribución de frecuencias de altura sobre el suelo de tallos de <u>Jatropha spathulata</u> en condiciones de exclusión (E) y pastoreo (P). El número de tallos en cada condición corresponde al total presente en 100 cuadrados de 0.5 x 2.0 m cada uno, en cada una de las dos condiciones.	37
2	Relación entre el número de tallos vivos por segmento de rizoma de <u>Bouteloua gracilis</u> y el peso seco basal por segmento. El peso seco basal incluye raíz, rizoma y 1 cm de la base de los tallos.	40
3	Relación entre el número de tallos vivos por segmento de rizoma de <u>Bouteloua gracilis</u> y el peso seco basal por tallo vivo. El peso seco basal incluye raíz, rizoma y 1 cm de la base de los tallos.	43

Figura

Página

4 Distribución de frecuencias del número de tallos vivos por cepa de Bouteloua gracilis en condiciones de exclusión (E) y pastoreo (P). Las observaciones en cada condición corresponden al total de 25 cuadrados de 0.5 x 2.0 m, cada una, en los tratamientos testigo de cada condición.

46

5 Relación entre porcentaje de suelo desnudo en cada uno de los tratamientos en exclusión (E1, E3 y E4) y pastoreo (P1, P3 y P4), y la tasa geométrica de incremento poblacional de tallos de Bouteloua gracilis (λ), el número de tallos por cepa, y el número de tallos por m².

61

INTRODUCCION

Las zonas áridas son generalmente reconocidas como los hábitats terrestres menos productivos (Whittaker 1975, MacMahon 1979), y con la mayor impredecibilidad de ocurrencia de condiciones favorables de temperatura y humedad para el crecimiento de las plantas (Beatley 1974).

A pesar de la ocurrencia de condiciones ambientales extremas, principalmente altas temperaturas y escasa precipitación, existe una amplia variedad de especies vegetales y animales adaptadas, que por mucho tiempo han constituido el medio de subsistencia de los pobladores de estas zonas. La vegetación característica de estos hábitats está compuesta por numerosas asociaciones que en la mayoría de los casos pertenecen a comunidades de matorrales y pastizales (Rzedowski 1968).

Las zonas áridas y semiáridas de México se extienden discontinuamente sobre aproximadamente un millón de km^2 . Estas zonas están concentradas principalmente en el norte del país, dentro de los desiertos Chihuahuense y Sonorense, y se encuentran también en menores extensiones en los Estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla, Guerrero, Oaxaca y Yucatán (Rzedowski 1968, Medellín-Leal y Gómez-González 1979).

La colonización española en México durante los siglos XVI y XVII, con su expansión hacia el norte del país en busca de campos mineros, y la necesidad de zonas de pastizales para alimentar a los animales domésticos recientemente introducidos, abrieron el panorama de una zona hasta entonces completamente sustraída de los efectos de la civilización humana (Hernández-Xolocotzi 1970). Esta zona comprendida entre las dos grandes sierras oriental y occidental, y al norte de una línea que va

de Querétaro a Guadalajara, era la llamada "Provincia Chichimeca" o "Gran Chichimeca". Esta región era habitada por numerosas tribus guerreras, hombres nómadas o seminómadas, cuya influencia sobre el medio no deterioraba grandemente su hábitat.

En una amplia extensión de la Gran Chichimeca no había abundancia de alimentos naturales. Las diferentes naciones chichimecas tenían zonas principales de obtención de alimento por la abundancia local de frutos y animales. Una de estas regiones era el "Tunal Grande", centro principal del grupo guachichil, constituido por los valles y las sierras que rodean el que luego fue el centro minero y la ciudad de San Luis Potosí (Powell 1977, Crespo-Oviedo 1976). En unos cuantos sitios los indios cultivaban el maíz y algunas calabazas, pero habitualmente dependían de las tunas, los mezquites, bellotas, ciertas semillas y raíces, así como de la caza y la pesca. Los chichimecas no despreciaban nada como fuente de alimento: gusanos, víboras, ratas, ranas, conejos, aves, peces, ciervos, etc. (Powell 1977).

El avance de los españoles por la tierra chichimeca introdujo cambios importantes en la utilización de los recursos. La apertura de las minas incrementó la utilización de la vegetación maderable, y los establecimientos hispánicos introdujeron la agricultura y la ganadería. El arado incrementó la capacidad de apertura de tierras para cultivo, y la introducción de animales domésticos, con su tremenda capacidad para la utilización de las plantas, finalmente llevó a las zonas áridas y semiáridas a una explotación tanto intensiva como extensiva, con su consecuente repercusión sobre estos hábitats (Hernández-Xolocotzi 1970). Las zonas semiáridas del centro de México han sido desde entonces objeto de intensa

utilización. La explotación de las especies silvestres ha hecho disminuir en forma apreciable sus existencias y ha reducido sus áreas de distribución. Las prácticas agrícolas provocaron la apertura de extensas áreas sobre las cuales se asienta una agricultura incierta, con baja productividad y deterioro de los suelos. La ganadería, que se ha visto favorecida por las características del ambiente, ha ejercido una fuerte influencia sobre los agostaderos: la carga animal ha sido excesiva y el pastoreo y el pisoteo han alterado las comunidades vegetales (Hernández-Xolocotzi 1964, Claverán y González 1969). Este patrón de utilización ha modificado substancialmente el medio biótico y físico, y sus efectos se reflejan en la ocurrencia de comunidades con indicios de retrogradación sucesional (Sampson 1952, Stoddart, Smith y Box 1975).

La explotación ganadera ha sido una de las mejores alternativas para el desarrollo de las zonas áridas y semiáridas (Hernández-Xolocotzi 1958, Claverán y González 1969). Sin embargo, el desconocimiento de los mecanismos de interacción entre las especies del agostadero ha resultado en una sobreexplotación de los recursos. Esto se ha manifestado en la disminución de la abundancia de las especies más apetecidas por el ganado ya que el pastoreo impide muchas veces su desarrollo y reproducción. La apertura de espacios y la liberación de recursos permite el establecimiento de especies ruderales menos apetecibles por el ganado. En muchas ocasiones, cuando el pastizal produce poca biomasa, el pastoreo puede cambiar una vegetación de gramíneas perennes a una vegetación dominada por herbáceas anuales o arbustos perennes capaces de vencer competitivamente a los retoños de las herbáceas perennes (Westoby 1980).

El entendimiento del fenómeno de sucesión ecológica, en cuanto se

refiere al reemplazo de especies con diferente valor nutritivo para la ganadería a través del tiempo, ha sido y es considerado como fundamental para la definición de las prácticas de manejo del pastoreo (Sampson 1952, Stoddart, Smith y Box 1975). La utilización de la vegetación a través del pastoreo requiere del conocimiento ecológico que precise la dirección y la tasa del cambio vegetacional, y prediga los cambios poblacionales y a nivel comunidad del agostadero ante su efecto.

Este proyecto está dirigido al estudio de los varios posibles patrones sucesionales que pueden ocurrir en la vegetación, mediante modificaciones experimentales de la composición florística y estructura de la comunidad vegetal. El presente trabajo forma parte de un proyecto más amplio, y a largo plazo, sobre la sucesión secundaria en agostaderos de "El Gran Tunal", en el suroeste del Estado de San Luis Potosí.

ANTECEDENTES

Sucesión ecológica

1. Estudio de la sucesión ecológica

Los cambios temporales que presenta la vegetación, tanto en su composición como en la importancia relativa de las especies, ha sido uno de los problemas centrales que la ecología ha tratado de explicar desde sus inicios como ciencia, y ha sido determinante en el desarrollo de la teoría ecológica (McIntosh 1981). Los primeros estudios formales sobre la sucesión ecológica fueron realizados en las primeras décadas del siglo XX por Cowles, Cooper y Clements (Golley 1977, Colinvaux 1980). Estos investigadores pioneros describieron la secuencia de especies que progresivamente invadía un sitio hasta llegar al estado estable de la vegetación, tanto en hábitats nuevos carentes de sustrato y vegetación (Cowles 1901, Cooper 1923), como en hábitats perturbados (Crafton y Wells 1934, Clements 1936).

La teoría sucesional que dominó el campo ecológico desde principios de este siglo, propuesta por Frederick E. Clements (Clements 1916), considera a la comunidad vegetal como un superorganismo con un proceso de desarrollo que conduce inevitablemente a la convergencia de todas las comunidades en una región hacia un monoclímax bajo la influencia del clima regional. Si bien se plantearon objeciones a esta teoría por Gleason en 1926, algunos argumentos esenciales de la visión clementiana de la sucesión aún prevalecen en autores recientes (p. ej. Odum 1971 y Margalef 1974; veáanse Drury y Nisbet 1973 y Simberloff 1980). El estudio de la sucesión secundaria por estos autores se ha dirigido

a la explicación de las características y tendencias que presentan las comunidades a través de su desarrollo. Estos cambios han sido descritos en términos de flujo de energía, acumulación de biomasa, circulación de nutrientes y mecanismos homeostáticos. Sin embargo, el poder de resolución de estos enfoques es aún insuficiente como herramienta predictiva acerca de la dirección y tasas del cambio vegetacional (Drury y Nisbet 1973, Horn 1974, Connell y Slatyer 1977).

2. Causas de la sucesión ecológica

La influencia que ejercen el clima y los factores edáficos sobre la distribución y la diversidad vegetal ha sido decisiva en el planteamiento de las teorías de la sucesión ecológica. Los cambios en el ambiente físico han sido la base de la explicación de las modificaciones observadas en las comunidades vegetales, y son consideradas por muchos autores como determinantes del curso de la sucesión (Clements 1916, Crocker y Major 1955, Kershaw 1973, Major 1974, Vasek y Lund 1980). Sin embargo, una vez que las especies vegetales se han establecido, la variación en tasas de reproducción, establecimiento, crecimiento y mortalidad de las especies componentes, y la competencia por los recursos entre los individuos, constituyen un mecanismo eficaz que determina la coexistencia temporal y la secuencia de reemplazo de las poblaciones durante la sucesión (Drury y Nisbet 1973, Horn 1974, Wieland y Bazzaz 1975, Werner 1979, Peet y Christensen 1980, Parrish y Bazzaz 1982).

Connell y Slatyer (1977) han propuesto tres modelos para explicar la secuencia de reemplazos de especies durante la sucesión: (1) Modelo

de facilitación, que corresponde en esencia al modelo clásico descrito por Clements (1916). Bajo este modelo las especies iniciales en etapas tempranas del desarrollo de la comunidad modifican el medio de tal forma que crean las condiciones necesarias para el establecimiento de las nuevas especies. Esta secuencia seguirá hasta que la especie residente no modifique mayormente el medio. (2) Modelo de tolerancia, en el que el hábitat es colonizado por aquellas especies que poseen características de colonizadoras, entre las cuales se pueden identificar especies de etapas sucesionales tanto tempranas como tardías. Las especies tardías no requieren del establecimiento previo de las pioneras, y si llegan a ser dominantes en las etapas finales, es debido a que son más tolerantes que las pioneras a los escasos recursos. (3) Modelo de inhibición, en el cual los colonizadores tempranos aseguran el espacio y otros recursos, suprimiendo el crecimiento y establecimiento de otras especies. Los colonizadores tempranos pueden poseer características de especies pioneras o tardías. Conforme van siendo dañados los individuos de las distintas especies, la probabilidad de reemplazo de un individuo sucesionalmente temprano de vida breve será mayor, y sucesivamente será más probablemente reemplazado por una especie de vida más larga y con mayor permanencia en la comunidad. La sucesión o reemplazo de especies ocurre cuando estas especies relativamente tempranas son dañadas o aniquiladas por otros agentes.

El tipo de mecanismo sucesional que se presenta en cada hábitat es variable, y la heterogeneidad espacial que se presenta dentro del mismo no excluye la posibilidad de que más de un mecanismo sucesional pueda operar en el mismo lugar al mismo tiempo (Connell y Slatyer 1977, Hills y Vankat 1982).

Factores que afectan la organización de la comunidad

La comunidad vegetal está afectada por dos tipos de factores (Grime 1982): las restricciones y las perturbaciones. Las restricciones incluyen características del medio físico que limitan la producción fotosintética y la complejidad trófica tales como luz, agua, nutrientes minerales y temperaturas subóptimas (Hutchinson 1981, Grime 1982). Las perturbaciones se asocian con la destrucción parcial o total de la biomasa vegetal y son el resultado de las actividades de los herbívoros, agentes patógenos, vientos, heladas, sequía, erosión del suelo, fuego, y actividades agrícolas como las cortas, la siega y la roturación (Harper 1969, Janzen 1970, Connell 1970, 1978, Dayton 1971).

Una vez establecidas las especies, otro factor que interviene en la organización de la comunidad es la competencia entre los individuos (véase MacArthur 1972 para una revisión). La demanda de un recurso común, espacio o alimento, provoca interferencia de un individuo o especie con otra, estableciéndose y reproduciéndose aquellas competitivamente más aptas.

Estos factores pueden afectarse entre sí de tal manera que la competencia entre especies puede reducirse por efecto de los depredadores (Paine 1966). El ambiente físico afecta la intensidad de ambas interacciones, y el organismo puede a su vez afectar el medio físico (Connell 1970).

Efecto de las perturbaciones sobre la organización de la comunidad

Los efectos que las perturbaciones tienen sobre las comunidades

vegetales terrestres son poco conocidos. Esto se debe, en primer lugar, a que el estudio de la vegetación se ha concentrado principalmente en el efecto de los factores ambientales sobre su establecimiento y desarrollo. En segundo lugar, se debe a que son pocas las comunidades biológicas que pueden ser manipuladas de tal manera que sea posible contrastar situaciones experimentales de alteración e inalteración; este último hecho ha favorecido el estudio en comunidades intermareales (véanse trabajos de Dayton 1971, Connell 1978, Lubchenco 1978, Sousa 1979).

La diversidad de especies, los patrones de distribución y abundancia, y las estructuras tróficas, están fuertemente condicionadas por las interacciones bióticas y los disturbios físicos en la comunidad (Harper 1969, Dayton 1971, Tramer 1975, Connell 1978, Lubchenco 1978, Sousa 1979, Lubchenco y Gaines 1981). Sin embargo, las evidencias del efecto que las perturbaciones tienen sobre la comunidad han sido un tanto contradictorias en cuanto a su tendencia.

El efecto de los herbívoros sobre la estructura de la comunidad es uno de los aspectos que han sido más estudiados (véanse revisiones de Harper 1969, y Lubchenco y Gaines 1981). Estos estudios han incluido: (1) eliminación de herbívoros de la vegetación, que ha dado como resultado cambios en la composición de especies y dominancia de algunas de ellas (Tansley y Adamson 1925, Hope-Simpson 1940); (2) adición de herbívoros a la vegetación, con lo que se ha encontrado aumento en la diversidad de especies por efecto de la depredación selectiva (Summerhayes 1941, Huffaker y Kenneth 1959); (3) manipulación de la intensidad de pastoreo o periodicidad de los herbívoros, con un incremento de la diversidad debido al pastoreo selectivo sobre las especies vegetales que

son dominantes principales (Lubchenco 1978). Esta misma autora demostró también cómo los herbívoros pueden afectar las interacciones competitivas entre las especies vegetales.

Los disturbios debidos a factores físicos son de considerable importancia en comunidades de organismos de rocas intermareales (Dayton 1971, Sousa 1979). En estas comunidades se ha observado que el disturbio físico natural interrumpe la secuencia sucesional y determina los niveles locales de diversidad de especies. Connell (1978) ha propuesto una hipótesis de la "perturbación moderada", donde la mayor diversidad en comunidades de bosques tropicales y arrecifes de coral es mantenida en etapas de desequilibrio y sucesionalmente intermedias. Esta hipótesis es contraria al punto de vista tradicional de que la mayor diversidad se alcanza en las etapas cercanas al equilibrio. En contraste con la teoría clásica de la sucesión, en donde se establece que la diversidad de especies se incrementa conforme se desarrolla la comunidad (Odum 1971, Margalef 1974, Mellinger y McNaughton 1975), Sousa (1979) encontró que la diversidad es mayor en aquellas rocas que están sometidas a frecuencias intermedias de disturbio. En estos sistemas el disturbio impide la monopolización del espacio y los recursos por algunas pocas especies con alta habilidad competitiva.

Las comunidades de pastizal y la perturbación

1. Características de los pastizales

Los pastizales son comunidades relativamente simples en términos de su diversidad de especies (Dyer et al. 1982). Este atributo está probablemente relacionado con su relativamente escasa estratificación. Los pasti

zales se caracterizan por poseer como componente dominante una o varias especies de gramíneas, y como componentes asociados un estrato rasante y un estrato herbáceo. Las familias más abundantes en estos estratos son: Compositae (que en número de especies puede sobrepasar a las gramíneas), Cruciferae y Leguminosae. Las comunidades dominadas por gramíneas en regiones áridas y semiáridas incluyen uno o dos estratos adicionales, los cuales están representados por plantas perennes pertenecientes a las familias Compositae, Leguminosae, Cactaceae y Zygophyllaceae. En estas últimas comunidades, los pastos y las herbáceas asociadas explotan el espacio entre los arbustos (Rzedowski 1978, Williams 1981).

Los pastizales cubren cerca del 20% de la superficie terrestre y otros tipos de agostaderos cubren un 30% más. Solo una pequeña porción de las comunidades de pastizal son naturales; las comunidades restantes son provocadas por el hombre (Snaydon 1981). Entre los factores que intervienen en la organización de las comunidades de pastizal se encuentran (Bazzaz y Parrish: 1982): (1) eventos geológicos, tales como glaciaciones; (2) factores ambientales como suelo y clima; (3) características de las poblaciones de las especies componentes, incluyendo adaptaciones en el ciclo biológico y niveles de variabilidad genética; (4) interacciones competitivas entre las especies; (5) presión del pastoreo, especialmente las grandes poblaciones de especies herbívoras tanto nativas como domésticas; (6) fuego; (7) hombre.

Los pastizales naturales, frecuentemente denominados 'pastizales climax', ocurren en áreas donde el crecimiento de los árboles es restringido por condiciones climáticas o por características del suelo. Se

localizan extensas áreas de pastizales en sitios donde la cantidad de lluvia es inadecuada para el establecimiento de las comunidades boscosas, y en aquellas áreas donde la lluvia es suficiente para mantener solamente pequeñas densidades de árboles o arbustos. Los pastizales naturales también ocurren donde las temperaturas son bajas o en lugares donde el viento alcanza grandes velocidades. Las condiciones del suelo también restringen el crecimiento de los árboles en algunas áreas dominadas por gramíneas, como ocurre en suelos vesosos o salinos, y suelos con drenaje deficiente (Snaydon 1981).

Gran parte de los pastizales en el mundo son provocados por el uso del fuego, o por el pastoreo de animales domésticos en zonas originalmente cubiertas por bosques. Su existencia depende de la recurrencia continua del factor que los provoca. A diferencia de los árboles, la mayoría de las especies del pastizal están bien adaptadas a las quemaduras y al pastoreo. Las gramíneas generalmente se recuperan con rapidez, y frecuentemente son más productivas bajo esta alteración moderada. Sin estas influencias algunos pastizales pueden cambiar a un matorral, y ocasionalmente, a comunidades boscosas. Estos pastizales son, por lo tanto, etapas seriales de la sucesión vegetal, y son frecuentemente consideradas como comunidades disclímax, mantenidas por la persistencia de factores de disturbio. Estos pastizales son florísticamente inestables. Cualquier pequeño cambio en las condiciones ambientales, en el manejo del pastoreo, o en la periodicidad del fuego, pueden llevar a un rápido cambio en su composición florística (Snaydon 1981).

A pesar de que la mayoría de las especies componentes del pastizal tienen aparentemente una misma estratificación y semejantes requerimien-

tos ecológicos, coexisten por la diversificación en obtención de recursos. Como en todo caso de diferenciación de nichos (Whittaker 1975), la forma, sobreposición y límites del nicho de una población están determinados por todas las posibles variables físicas y biológicas a las cuales está expuesta la población. Según el modelo competitivo de la estructura de las comunidades, las interacciones competitivas obligan a la población a permanecer dentro de determinados límites, restringiendo así su nicho (Hutchinson 1981, Putwain y Harper 1970).

Algunas de las características diferenciales que se han propuesto para explicar la diversificación en el uso de recursos y la coexistencia entre las plantas del pastizal son: (1) diferencia en los hábitos de crecimiento de las raíces y la profundidad de su penetración (Wieland y Bazzaz 1975, Gulmon et al. 1983), que fracciona la utilización de humedad y nutrientes; (2) la separación en tiempo del crecimiento de las raíces (Parrish y Bazzaz 1976); (3) la separación fenológica, que crea diferencias en los requerimientos de luz, tasas fotosintéticas y polinizadores (Rabinowitz et al. 1981, Monson y Williams 1982, Gross y Werner 1983, Monson et al. 1983).

2. Efecto del pastoreo en comunidades de pastizal

A pesar de la estructura relativamente simple de los pastizales, ocurre en ellos un consumo de biomasa que es probablemente inigualado en otros sistemas (McNaughton 1979). Esto es debido no solo a la utilización de la vegetación por los animales nativos, sino a la gran cantidad de animales domésticos introducidos en estos sistemas, los cuales se alimentan preferentemente de sus componentes gramínoideos dominantes (Williams 1981).

Los herbívoros afectan la vegetación por medio de diversos procesos tales como: (1) remoción mecánica de los tejidos como en la defoliación y en la herbivoría del sistema radical; (2) por medio del pisoteo; y (3) por medio de la adición de sustancias químicas suministradas directa o indirectamente por los herbívoros, como en la deposición de excrementos o sustancias introducidas en el momento de la defoliación (Detling y Dyer 1981, Owen y Wiegert 1981, Dyer et. al. 1982). Estas alteraciones provocan cambios en la forma de crecimiento y fenología de las plantas, afectan el vigor de las mismas y su reproducción, sus tasas de fotosíntesis, respiración y translocación de carbono, entre otros procesos (Sampson 1952, Harper 1977, McNaughton 1979).

Las gramíneas poseen adaptaciones al pastoreo entre las que se incluyen el crecimiento de las hojas por medio de meristemos basales, la formación de rizomas y estolones, y la presencia de sistemas de raíces adventicias fibrosas. En los pastos anuales y en algunos pastos amacollados, los entrenudos de los tallos aéreos son cortos durante el crecimiento vegetativo, y se alargan sólo cuando se desarrollan las inflorescencias. En algunas especies los tallos aéreos están postrados hasta justo antes de la antesis. La remoción moderada de la parte aérea provoca respuestas en el sistema radical, el cual crece en longitud o grosor debido a la acumulación de sustancias alimenticias (Davidson y Milthorpe 1966). Estas reservas disminuyen en proporción a la frecuencia e intensidad del pastoreo (Sampson 1957). Las adaptaciones en la cariópsis facilitan la dispersión de las semillas por los animales (Janzen 1984).

El efecto de las sustancias químicas suministradas por los herbívoros

ha sido poco estudiado. Se han realizado algunos estudios sobre la transferencia patógena en la herbivoría (Miles 1968). Se ha detectado en la saliva de algunos insectos y rumiantes la presencia de sustancias reguladoras del crecimiento de las plantas, tales como citoquininas y auxinas (Miles y Lloyd 1967, Dyer y Bokhari 1976, Detling y Dyer 1981).

El efecto del pastoreo animal al nivel de comunidad implica interacciones complejas por la presencia de especies con diversas formas de vida. La defoliación selectiva modifica el ambiente y crea micrositios con variación en la intensidad de luz, nutrientes y agua, que pueden favorecer la entrada o persistencia de especies en la comunidad que difieren en sus niveles de uso de recursos (Heady 1975, Stoddart, Smith y Box 1975).

Existen pocos estudios que establezcan el efecto del pastoreo sobre la organización de las comunidades de pastizal. El trabajo de Jones (1933) muestra que la intensidad y el tiempo de pastoreo tienen grandes efectos sobre la composición florística. Algunas de las conclusiones de este trabajo clásico son: (1) la diversidad aumenta al introducir depredadores selectivos sobre las especies vegetales que son dominantes principales; (2) el cambio del período de pastoreo intenso de una estación a otra puede cambiar la abundancia relativa de las especies dominantes sin incrementar la flora; (3) la mayor riqueza de especies en la comunidad fue ocasionada por el pastoreo continuo; (4) el pastoreo permite el establecimiento de especies vegetales menos preferidas conforme disminuye la importancia de las más preferidas.

El efecto del pastoreo provoca en la vegetación una retrogresión en la secuencia sucesional de las especies en la comunidad. En muchos casos,

la eliminación de la presión del pastoreo no conduce a la comunidad a la tendencia anteriormente seguida (Westoby 1980). El desarrollo de la comunidad de pastizales seguida de una perturbación como es el pastoreo, se explica normalmente de acuerdo con los conceptos tradicionales de la sucesión. Sin embargo, existen algunos fenómenos en la dinámica de los agostaderos que no son explicados bajo esta teoría (Westoby 1980). Algunos ejemplos son: (1) existen algunas comunidades en donde las anuales continúan dominando aunque la presión del pastoreo haya cesado (Heady 1958, Naveh 1967); (2) las especies leñosas se incrementan debido a la reducción del pastoreo y algunas veces debido a su incremento; (3) algunos cambios no pueden ser reversibles por la modificación en la intensidad del pastoreo. El pastoreo favorece en algunos hábitats el establecimiento o crecimiento de especies leñosas que una vez establecidas tienden a dominar, aunque la presión del pastoreo haya cesado (Ellison 1960, Johnston 1963).

Características de las plantas en las diferentes etapas del desarrollo de la comunidad.

Las especies vegetales presentes en un hábitat muestran características asociadas con el tipo de restricciones ambientales y el grado de perturbación al que la comunidad está sujeta (Grime 1982). Estas características, algunas veces denominadas "estrategias de las plantas", corresponden a los extremos de la especialización evolutiva, y son descritas por Grime (1982) dentro de tres categorías:

1) Plantas competidoras, que son aquellas que explotan hábitats en donde hay pocas restricciones y baja perturbación y se caracterizan

por maximizar la adquisición de recursos del medio. Presentan una amplia variedad de formas biológicas que incluyen herbáceas perennes, arbustos y árboles.

2) Plantas tolerantes a las restricciones ambientales, cuyo hábitat presenta muchas restricciones y baja perturbación, y se caracterizan por mantener tasas bajas de crecimiento, con reducido vigor vegetativo y reproductivo durante períodos relativamente largos. En este grupo se incluyen formas biológicas tan heterogéneas como líquenes y árboles.

3) Plantas ruderales, que colonizan hábitats con pocas restricciones y alta perturbación. Se caracterizan por ser efímeras y por producir un gran número de semillas. Están representadas por un grupo bastante homogéneo de plantas herbáceas.

Este mismo autor presenta los patrones de reemplazo de especies durante la sucesión en función de la productividad potencial del hábitat y las características adaptativas de las especies. En la sucesión en hábitats potencialmente productivos hay una fuerte tendencia a que la vegetación no perturbada resulte dominada por los árboles, después de un proceso de colonización en que las herbáceas anuales, herbáceas perennes, arbustos y árboles van apareciendo sucesivamente. La colonización en estos ambientes se inicia con especies pioneras ruderales, seguidas de herbáceas perennes competidoras y con una etapa intermedia que se caracteriza por una intensa competencia entre las herbáceas perennes, los arbustos poco tolerantes y los árboles. Finalmente, ocurre una etapa en la que especies tolerantes a las restricciones son progresivamente dominantes. Las especies involucradas en esta última etapa son las más tolerantes a la sombra en la etapa de plántulas, al tiempo que sus

individuos adultos mantienen la mayor complejidad en la estructura de la comunidad, una circulación más cerrada de nutrientes y niveles máximos de biomasa (Odum 1971, Margalef 1974).

Cuando la sucesión ocurre en hábitats medianamente productivos, la aparición y persistencia de especies altamente competitivas se ve limitada por el temprano agotamiento de los recursos y son reemplazadas por especies competidoras tolerantes a las restricciones. La etapa final es dominada por especies tolerantes, a las restricciones en donde árboles más pequeños y arbustos de crecimiento lento, mantienen menor biomasa que en los hábitats productivos.

En ambientes de baja productividad la persistencia de las plantas ruderales y competidoras en la sucesión secundaria es muy reducida, y las herbáceas, arbustos y árboles tolerantes a los ambientes con mayores restricciones se vuelven relativamente importantes desde etapas tempranas de la sucesión.

Sucesión en zonas áridas.

La sucesión en zonas áridas ha sido poco estudiada, y tradicionalmente se ha considerado como inexistente en estos ecosistemas (Muller 1940, Shreve 1929, 1942). Estos autores encontraron que las especies que se establecen en las etapas iniciales de una comunidad árida perturbada son esencialmente las mismas que aquellas que dominaban la comunidad original. Sin embargo, estudios posteriores han descrito el cambio vegetacional en estos ecosistemas (Wells 1961, 1966, Vasek 1980, Vasek y Lund 1980). En estos estudios se ha detectado la presencia de una etapa inicial de colonización del hábitat por especies pioneras que

pueden persistir en la comunidad madura en pequeñas densidades. Las especies dominantes en esta etapa pertenecen a arbustos de vida corta o herbáceas perennes que pueden dominar por algunas décadas. La siguiente etapa puede estar dominada por especies oportunistas bajo las cuales pueden establecerse las especies perennes de vida larga componentes de la vegetación original (Vasek 1980).

OBJETIVOS

1. Determinar las diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en agostaderos con tres años de exclusión y con pastoreo continuo.
2. Determinar cambios poblacionales de la gramínea dominante (Bouteloua gracilis) ante la eliminación selectiva de especies.
3. Definir las especies que permitan predecir la dirección del cambio sucesional en años venideros.

HIPOTESIS

1. La eliminación selectiva de especies propiciará en las poblaciones de gramíneas perennes un aumento en el número de tallos de cepas establecidas, y en las herbáceas anuales un aumento en el reclutamiento de nuevos individuos.
2. La respuesta de las gramíneas perennes será mayor bajo condiciones de exclusión, y la respuesta de las herbáceas anuales será mayor bajo pastoreo continuo.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del área de estudio.

El área de estudio se ubica en el potrero "Tortugas", rancho "El Palmar", municipio de Villa de Arriaga, San Luis Potosí, a 21°55' de latitud norte, 101°12' de longitud oeste, y a una altitud de 2150m (Carta Topográfica CETENAL F-14-C-13, esc. 1:50 000). El área de estudio forma parte de los hábitats relictos de lo que anteriormente se conoció como el "Gran Tunal". El sitio se encuentra en una bajada con exposición este, con una pendiente menor de 8°. Los suelos son litosoles éutricos, rojizos, de textura media o gruesa, poco profundos y pobres en materia orgánica (Cartas Geológica y Edafológica CETENAL F-14-C-13, esc. 1:50 000). Las rocas predominantes son basaltos. El clima de esta área corresponde a la fórmula climática de Köppen modificada por García (1973) $BS_{kw}(e)_g^*$, es decir, semiseco templado, extremo, con verano cálido, temperatura media anual de 16.1°C, régimen de lluvias en verano con sequía intraestival y 350mm de precipitación media anual. El Cuadro 1 resume la información sobre precipitación y temperatura registradas durante 1983 en la estación meteorológica de Santiago, S.L.P.. Esta estación se encuentra a menos de 5 km y dentro de la misma región del sitio de estudio. El tipo de vegetación para esta zona (Carta de Uso del Suelo CETENAL F-14-C-13, esc. 1:50 000), corresponde al de "nopalera" sensu Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963), y a uno de los diferentes tipos incluidos por

* Fuente: Dirección de Estudios del Territorio Nacional (DETENAL). 1979. Oficina de Climas (estación Villa de Arriaga 24-119). México, Distrito Federal, México.

Cuadro 1. Precipitación media mensual (mm), temperatura máxima media, mínima media y media mensual (°C) registradas durante 1983 en la estación meteorológica Santiago, San Luis Potosí.

	<u>E</u>	<u>F</u>	<u>M</u>	<u>A</u>	<u>M</u>	<u>J</u>	<u>J</u>	<u>A</u>	<u>S</u>	<u>O</u>	<u>N</u>	<u>D</u>
Precipitación *	3.5	0.0	0.0	0.0	35.5	74.4	86.5	16.5	0.0	0.0	0.0	0.0
Temp. máxima media	20.9	20.9	24.4	27.5	28.5	26.6	23.7	25.9	25.7	24.0	23.0	22.3
Temp. mínima media	5.0	3.2	4.6	11.0	12.0	11.4	11.1	13.1	13.5	11.0	7.7	5.6
Temp. media	13.0	12.1	14.5	19.3	20.3	19.0	17.4	19.5	19.6	17.5	15.4	14.0

* Precipitación anual = 216.4 mm

Rzedowski (1978) en el "matorral crasicaule". Este tipo de vegetación se caracteriza por la dominancia en el estrato más alto de una o varias especies de Opuntia. En el sitio de estudio son dominantes Opuntia streptacantha y O. robusta, con hábitos de crecimiento arbóreo y arbustivo, respectivamente. En el estrato de eminencias arbóreas se destacan Yucca decipiens y Acacia schaffneri. Las especies más representadas en el estrato arbustivo son Dalea bicolor, Mimosa biuncífera, Bouvardia ternifolia y Trixis angustifolia. El estrato herbáceo está dominado por especies de gramíneas como Bouteloua gracilis, Leptochloa dubia, Bouteloua simplex y Microchloa kunthii; entre las especies asociadas dentro de este estrato destacan Jatropha spathulata, Bahia schaffneri, Crotalaria pumila y Dalea foliolosa. En el Cuadro A-1 del Apéndice se muestran las especies presentes en el sitio de estudio. El potrero ha sido utilizado desde tiempo indefinido con pastoreo moderado o intenso por ganado bovino y equino.

Arreglo de tratamientos.

El experimento comprende dos áreas con diferentes condiciones: una de ellas se encuentra con exclusión del pastoreo desde mayo de 1980, mientras que la otra presenta pastoreo continuo por bovinos y equinos. En cada condición se delimitó una superficie de una hectárea, separadas entre sí por 80-100 m. En cada condición se ubicaron 100 cuadrados permanentes de 0.5 x 2.0 m. La aleatorización se realizó en dos etapas: (1) sobre una línea de 100 m de longitud que corre de norte a sur, se ubicaron diez puntos, de los cuales parten líneas de 100 m de longitud con orientación este-oeste; (2)

sobre cada una de estas líneas se situaron diez puntos aleatoriamente. En cada uno de estos puntos se definieron cuadrados cuya posición está fijada por clavos sobre los que se tiende un cordel que delimita el cuadrado en cada fecha de muestreo. Dado que el trabajo está enfocado principalmente al estudio de las interacciones de las especies herbáceas, se evitó en los cuadrados de muestreo la presencia de especies de estratos superiores, tales como cactáceas o leguminosas arbustivas o arbóreas.

La determinación del cambio en la estructura del componente herbáceo ante la eliminación selectiva de especies se realizó mediante la aplicación de los siguientes tratamientos:

Exclusión (100 cuadrados)

- E1: Eliminación de herbáceas no gramíneas (25 cuadrados).
- E2: Eliminación de herbáceas gramíneas (25 cuadrados)
- E3: Eliminación del total de herbáceas exceptuando Bouteloua gracilis (25 cuadrados).
- E4: Testigo (25 cuadrados).

Pastoreo (100 cuadrados)

Los mismos tratamientos (P1, P2, P3 y P4) y tamaños de muestra.

El período de evaluación abarcó el total de la temporada de crecimiento (junio-octubre) de 1983.

Métodos de evaluación y análisis.

La parte inicial del trabajo consistió en el reconocimiento de las

especies herbáceas componentes de la vegetación. Además, se recolectaron cepas de B. gracilis en las dos condiciones para detectar el vigor de las mismas en el momento de iniciar el estudio. Esto se realizó por medio de una línea de Canfield de 20 m en ambas condiciones, estableciéndose sobre ella 25 puntos de muestreo al azar. Se colectaron las cepas más cercanas a los puntos sobre la línea. Las cepas colectadas fueron fraccionadas en porciones de rizoma que se separan naturalmente, entre los cuales se eligieron aleatoriamente tres porciones de cada cepa. Se dispuso así, con un total de 75 porciones de rizoma para cada sitio para determinar el peso de las regiones de reservas, que comprende raíz, rizoma y 1.0 cm de la base de los tallos por tallo vivo.

Previamente al establecimiento de los tratamientos se colectó material vivo de plántulas de herbáceas del sitio, observándose su desarrollo hasta la floración, y se conjuntó un catálogo de plántulas con una descripción de sus características morfológicas. Esto permitió reconocer y cuantificar en los cuadrados experimentales las plántulas que emergían material que fue procesado en campo y en laboratorio.

Al establecerse los tratamientos se cuantificó el número de individuos por especie presentes en cada cuadrado y se realizó el conteo de tallos individuales de la gramínea dominante B. gracilis. El número de tallos de las restantes especies de gramíneas se cuantificó sólo cuando estas fueron eliminadas. La eliminación de las plantas se hizo cortando con tijeras o a mano los individuos al ras del suelo. Se mantuvieron los tratamientos cada dos o tres semanas para eliminar individuos recientemente emergidos y se cuantificó el número de indi-

viduos eliminados por cada especie. En el caso de especies perennes presentes en los cuadrados, tales como Jatropha spathulata, Dalea bicolor y Talinopsis frutescens, se registraron sus alturas al inicio de los tratamientos.

El tratamiento testigo y el tratamiento de eliminación de gramíneas fueron evaluados con una frecuencia mensual. Esto permitió detectar las especies anuales más efímeras, cuyo periodo de vida no es mayor de un mes.

La evaluación final de los tratamientos incluyó:

1. Para especies no gramíneas: cuantificación del número de individuos por especie.
2. Para especies gramíneas anuales: cuantificación del número de cepas presentes en cada cuadrado.
3. Para especies gramíneas perennes: cuantificación del número de tallos vegetativos, número de tallos reproductivos y altura máxima de los tallos por cepa. La evaluación de Microchloa kunthii, se realizó en cuadrados de 0.5 x 0.5 m, ubicados al azar en cada cuadrado de 0.5 x 2.0 m.

Al final de la temporada de crecimiento se evaluó en cada cuadrado la condición superficial del suelo, cuantificándose el porcentaje de cobertura, mantillo, suelo desnudo y roca con el método de la línea interceptriz. Esto se realizó por medio de dos líneas paralelas separadas por 20 cm que cruzaban longitudinalmente el cuadrado.

Se realizaron colectas de material de herbario desde el mes de marzo y hasta finales de octubre. Este material se identificó con la

colaboración del Sr. José G. García, del Herbario-Hortorio del Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México (CHAPA).

Debido al tipo de variables del estudio, las comparaciones entre tratamientos fueron analizados por medio de pruebas estadísticas no paramétricas (Siegel 1956), o paramétricas (análisis de varianza con dos criterios de clasificación) cuando los datos cumplieron con los supuestos requeridos para su aplicación (Sokal y Rohlf 1979, Steel y Torrie 1981).

RESULTADOS

Diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en condiciones de pastoreo y exclusión

La evaluación de la composición florística y la abundancia de las especies se realizó tomando en cuenta los 25 cuadrados testigos en cada condición. El Cuadro 2 (A, B) muestra la composición de herbáceas presentes para cada condición y su frecuencia relativa. Las densidades de cada especie se muestran en el Cuadro A-2 del Apéndice.

La composición florística del agostadero con tres años de exclusión es esencialmente la misma que la que presenta el área bajo pastoreo continuo. Sin embargo, las frecuencias y densidades de las especies difieren significativamente en algunos casos. Las especies han sido divididas en seis clases que se interpretan como: escasísimas ($< 5\%$), muy escasas (5-10%), escasas (10-25%), moderadamente frecuentes (25-50%), frecuentes (50-75%), muy frecuentes ($> 75\%$). La cantidad de especies que se incluyen en cada clase varía de una condición a otra. Sin embargo, existe en ambas condiciones un mayor número de especies representadas en la clase cuya frecuencia es menor del 5% y aquellas que se encuentran representadas entre 10-25% y 25-50%.

Dentro de las clases establecidas existen especies que han sufrido modificaciones en sus frecuencias al eliminar el pastoreo, y se han agrupado en tres categorías de acuerdo a estos cambios. Estas categorías son: (1) Especies cuya frecuencia no se alteró por la suspensión del pastoreo. La mayoría de las especies que tienen una frecuencia menor del 50% son las que permanecen constantes en ambas

Cuadro 2. Composición florística y clase de la frecuencia relativa de especies en condiciones de exclusión y pastoreo continuo.

A. PASTOREO

<u>< 5%</u>	<u>5 - 10%</u>	<u>10 - 25%</u>	<u>25 - 50%</u>	<u>50 - 75%</u>	<u>> 75%</u>
<u>Amnesticus ramosissimus</u>	<u>Anoda cristata</u>	<u>Bouvardia ternifolia</u>	<u>Ariaticus adacensis</u>	<u>Bahia senffneri</u>	<u>Euphorbia spp.</u>
<u>Dichondra argentea</u>	<u>Gilias linearis</u>	<u>Cardionema ramobisica</u>	<u>Bouteloua gracilis</u>	<u>Bouteloua simplex</u>	<u>Evolvulus alsinoides</u>
<u>Dyascalis paposa</u>	<u>Guilleminea densa</u>	<u>Commelina graminifolia</u>	<u>Dennodium procumbens</u>	<u>Crotalaria pumila</u>	<u>Heterosperma pinnatum</u>
<u>Galinsoga parviflora</u>	<u>Hemzelia hispida</u>	<u>Cyperus spectabilis</u>	<u>Drymaria af. glandulosa</u>	<u>Cyperus seslerioides</u>	
<u>Iporosa capillata</u>	<u>Priva mexicana</u>	<u>Loeselia coerules</u>	<u>Eragrostia pectinacea</u>	<u>Dalea bicolor</u>	
<u>Neostylis caerulea</u>	<u>Talinum napiforme</u>	<u>Macropodium heterophyllum</u>	<u>Eredium cicutarium</u>	<u>Dalea foliolosa</u>	
<u>Figueria trinerva</u>		<u>Mucardonia vandellioidea</u>	<u>Microchloa kunthii</u>	<u>Jatropha spatulata</u>	
<u>Sporobolus atrovirens</u>		<u>Milla biflora</u>	<u>Nana hispidum</u>	<u>Leptochloa dubia</u>	
<u>Tagetes ternifolia</u>		<u>Opuntia sp.</u>	<u>Oxalis divergens</u>	<u>Mollugo verticillata</u>	
<u>Zinnia peruviana</u>		<u>Portulaca pilosa</u>	<u>Portulaca oleracea</u>	<u>Talinopsis frutescens</u>	
		<u>Seteria geniculata</u>	<u>Sanvitalia procumbens</u>		
		<u>Solanum heterodoxum</u>	<u>Solanum politricon</u>		
		<u>Tagetes micrantha</u>	<u>Tridax balsioides</u>		
		<u>Talinum aurantiacum</u>			
		<u>Tridax coronopifolia</u>			
		<u>Verbena spp.</u>			

Cuadro 2. (Continuación)

F. EXCLUSION

<5%	5 - 10%	10 - 25%	25 - 50%	50 - 75%	>75%
<u>Anoda cristata</u>	<u>Frodium cicutarium</u>	<u>Bouvardia ternifolia</u>	<u>Aristida adscensionis</u>	<u>Euphorbia</u> spp.	<u>Bahia schaffneri</u>
<u>Aphanostegium ramosissimum</u>	<u>Guilleminia densa</u>	<u>Cyperus spectabilis</u>	<u>Cyperus seslerioides</u>	<u>Nama hispidus</u>	<u>Bouteloua gracilis</u>
<u>Bouteloua simplex</u>	<u>Verbena</u> spp.	<u>Cardionema ramosissimum</u>	<u>Dalea bicolor</u>	<u>Portulaca pilosa</u>	<u>Crotalaria pumila</u>
<u>Buddleia scordioides</u>		<u>Eragrostis pectinacea</u>	<u>Desmodium procumbens</u>	<u>Talinopsis frutescens</u>	<u>Dalea foliolosa</u>
<u>Cornelina graniticola</u>		<u>Gonjrena decumbens</u>	<u>Drymaria</u> af. <u>glandulosa</u>		<u>Evolvulus alatoides</u>
<u>Oxybolia papposa</u>		<u>Leptochloa dubia</u>	<u>Gibasis linearis</u>		<u>Heterosperma pinnatum</u>
<u>Galinsoga parviflora</u>		<u>Loeselia coerules</u>	<u>Jatropha spathulata</u>		
<u>Hemisea capillacea</u>		<u>Macroptilium heterophyllum</u>	<u>Microchloa kunthii</u>		
<u>Legidium lasiocarpum</u>		<u>Hilla biflora</u>	<u>Meardoniea vandelliioides</u>		
<u>Melilotus verticillata</u>		<u>Priva mexicana</u>	<u>Quintia</u> sp.		
<u>Humboldtia microsperma</u>		<u>Sanvitalia procumbens</u>	<u>Sporobolus atrovirens</u>		
<u>Plantago linearis</u>		<u>Setaria geniculata</u>	<u>Talinum napiforme</u>		
<u>Portulaca oleracea</u>		<u>Sulanum poliatrichon</u>	<u>Tridax halimifolia</u>		
<u>Stevia bicrantha</u>		<u>Talinum aurantiacum</u>			
		<u>Tradescantia crassifolia</u>			
		<u>Tridax coronatifolia</u>			

condiciones, principalmente aquellas representadas de 10-25% y 25-50% (Cuadro 3). (2) Especies que muestran modificaciones en sus frecuencias al suspender el pastoreo. Estas especies se encuentran en la condición excluida principalmente en una frecuencia de 10-25%, y en la condición de pastoreo dentro de las clases de 10-25% y 25-50% (Cuadro 4). (3) Especies que presentan cambios notables en la frecuencia con la suspensión del pastoreo en la condición de exclusión estas especies son aquellas que tienen una frecuencia mayor del 25%; en la condición de pastoreo la mayoría de las especies que tienen una frecuencia de 50-75% pertenecen a esta categoría (Cuadro 5).

Respuestas a la exclusión del pastoreo

Las especies que se consideraron dentro de este rubro son solamente aquellas que tuvieron una frecuencia igual o mayor del 40% en al menos una de las dos condiciones. Este criterio se aplicó con el fin de obtener tamaños de muestra apropiados para las comparaciones estadísticas. El Cuadro 6 muestra estas especies con sus valores de densidad (número de individuos/m²) para cada condición y la probabilidad asociada con el valor de la prueba de U de Mann-Whitney (Siegel 1956).

Entre las 24 especies herbáceas más frecuentes, 14 especies mostraron diferencias significativas cuando se modificó la intensidad del pastoreo. Entre las especies restantes, algunas mostraron claramente que las poblaciones en ambas condiciones no difieren significativamente, como es el caso de Bahia schaffneri, Microchloa kunthii, y Tridax balbisioides ($P > .40$). Otras especies muestran valores de probabilidad cercanos al límite de significancia.

Cuadro 3. Especies cuya frecuencia no se alteró por la suspensión del pastoreo. Los valores de densidad para cada especie se muestra en el Cuadro A-2 del Apéndice. E = exclusi6n., P = pastoreo.

Especie	Mayor densidad
<u>Anoda cristata</u>	E = P
<u>Aphanostephus ramosissimus</u>	E
<u>Aristida adscensionis</u>	P
<u>Bouvardia ternifolia</u>	P
<u>Cardionemma ramosissima</u>	P
<u>Commelina graminifolia</u>	P
<u>Cyperus spectabilis</u>	P
<u>Desmodium procumbens</u>	P
<u>Drymaria af. glandulosa</u>	E
<u>Evolvulus alsinoides</u>	P
<u>Galinsoga parviflora</u>	E = P
<u>Guilleminea densa</u>	E = P
<u>Heterosperma pinnatum</u>	E
<u>Ipomoea capillacea</u>	E
<u>Loeselia coerulea</u>	E = P
<u>Macroptilium heterophyllum</u>	E = P
<u>Microchloa kunthii</u>	P
<u>Milla biflora</u>	E = P
<u>Oxalis divergens</u>	E
<u>Setaria geniculata</u>	P
<u>Talinopsis frutescens</u>	E
<u>Talinum aurantiacum</u>	E = P
<u>Tradescantia crassifolia</u>	E = P
<u>Tridax balbisioides</u>	E = P
<u>Tridax coronopifolia</u>	E = P

Cuadro 4. Especies cuya frecuencia muestra indicios de ser alterada por la suspensión del pastoreo. Se indica la condición en que se observó el mayor valor de frecuencia y densidad. Los valores numéricos de densidad se muestran en el Cuadro A-2 del Apéndice. E = exclusión, P = pastoreo.

<u>Especie</u>	<u>Mayor frecuencia</u>	<u>Mayor densidad</u>
<u>Cyperus seslerioides</u>	P	P
<u>Dalea bicolor</u>	P	P
<u>Eragrostis pectinacea</u>	P	E
<u>Mecardonia vandellioides</u>	E	E
<u>Nama hispidum</u>	E	E
<u>Opuntia sp.</u>	E	E
<u>Priva mexicana</u>	E	E
<u>Sanvitalia procumbens</u>	P	P
<u>Solanum heterodoxum</u>	P	P
<u>Solanum politrichon</u>	P	P
<u>Tagetes micrantha</u>	P	P

Quadro 5. Especie que presentan cambios notables en sus frecuencias con la suspensión del pastoreo. Se indica la condición en que se observó el mayor valor de cada atributo. E = exclusión, P = pastoreo.

<u>Especie</u>	<u>Mayor frecuencia</u>	<u>Mayor densidad</u>
<u>Bahia schaffneri</u>	E	P
<u>Bouteloua gracilis</u>	E	E
<u>Bouteloua simplex</u>	P	P
<u>Crotalaria pumila</u>	E	E
<u>Dalea foliolosa</u>	E	E
<u>Erodium cicutarium</u>	P	P
<u>Euphorbia spp.</u>	P	P
<u>Gibasis linearis</u>	E	E
<u>Jatropha spathulata</u>	P	P
<u>Leptochloa dubia</u>	P	P
<u>Mollugo verticillata</u>	P	P
<u>Portulaca oleracea</u>	P	P
<u>Portulaca pilosa</u>	E	E
<u>Sporobolus atrovirens</u>	E	E
<u>Talinum napiforme</u>	E	E

Cuadro 6. Densidad poblacional y probabilidades asociadas con los valores de la prueba de U de Mann-Whitney ($N_1 = N_2 = 25$) para las especies más frecuentes.

Especies	Exclusión	Pastoreo	P <
	No. ind. /m ² ($\bar{x} \pm 1$ e.e.)	No. ind. /m ² ($\bar{x} \pm 1$ e.e.)	
<u>Bahia schaffneri</u>	4.60 \pm 1.24	6.28 \pm 1.86	.40
<u>Bouteloua gracilis</u> *	862.40 \pm 88.20	179.08 \pm 65.13	.0001
<u>Bouteloua simplex</u>	0.04 \pm 0.04	13.35 \pm 3.37	.0001
<u>Crotalaria pumila</u>	3.56 \pm 0.99	2.52 \pm 0.88	.10
<u>Cyperus seleroides</u>	1.12 \pm 1.68	5.32 \pm 2.28	.05
<u>Dalea bicolor</u>	0.44 \pm 0.13	1.36 \pm 0.37	.05
<u>Dalea foliolosa</u>	13.04 \pm 3.33	1.76 \pm 0.51	.01
<u>Desmodium procumbens</u>	0.64 \pm 0.22	1.44 \pm 0.39	.15
<u>Erymaria af. glandulosa</u>	11.76 \pm 9.28	5.92 \pm 2.17	.15
<u>Eragrostis pectinacea</u> *	1.60 \pm 1.05	1.49 \pm 0.66	.10
<u>Erodium cicutarium</u>	0.56 \pm 0.52	2.92 \pm 1.80	.01
<u>Euphorbia</u> spp.	1.80 \pm 0.61	6.84 \pm 1.58	.01
<u>Evolvulus alsinoides</u>	5.52 \pm 1.92	9.72 \pm 3.01	.10
<u>Gibasis linearis</u>	3.00 \pm 0.89	0.20 \pm 0.14	.01
<u>Heterosperma pinnatum</u>	4.04 \pm 0.83	2.16 \pm 0.45	.025
<u>Jatropha spatulata</u>	4.24 \pm 1.44	12.68 \pm 4.48	.05
<u>Leptochloa dubia</u> *	9.88 \pm 6.75	58.68 \pm 16.83	.001
<u>Microcnia kunthii</u> *	202.72 \pm 58.38	457.92 \pm 193.95	.50
<u>Mollugo verticillata</u>	0.36 \pm 0.36	4.12 \pm 2.17	.01
<u>Nama hispidum</u>	10.72 \pm 4.13	5.24 \pm 2.20	.01
<u>Oxalis divergens</u>	28.60 \pm 10.72	4.56 \pm 2.24	.10
<u>Portulaca pilosa</u>	3.08 \pm 1.63	0.40 \pm 0.25	.01
<u>Talinopsis frutescens</u>	2.88 \pm 0.97	1.20 \pm 0.38	.10
<u>Tridax balbisoides</u>	1.20 \pm 0.53	0.92 \pm 0.38	.50

* Número de tallos/m².

Las especies cuya densidad se ha incrementado con la eliminación del pastoreo al cabo de cuatro temporadas de crecimiento son:

Bouteloua gracilis (factor de diferencia = f.d. = 5.07, $P < .0001$), Dalea foliolosa (f.d. = 7.41, $P < .01$), Gibasis linearis (f.d. = 15.00, $P < .01$), Heterosperma pinnatum (f.d. = 1.87, $P < .025$), Nama hispidum (f.d. = 2.31, $P < .01$) y Portulaca pilosa (f.d. = 7.70, $P < .01$).

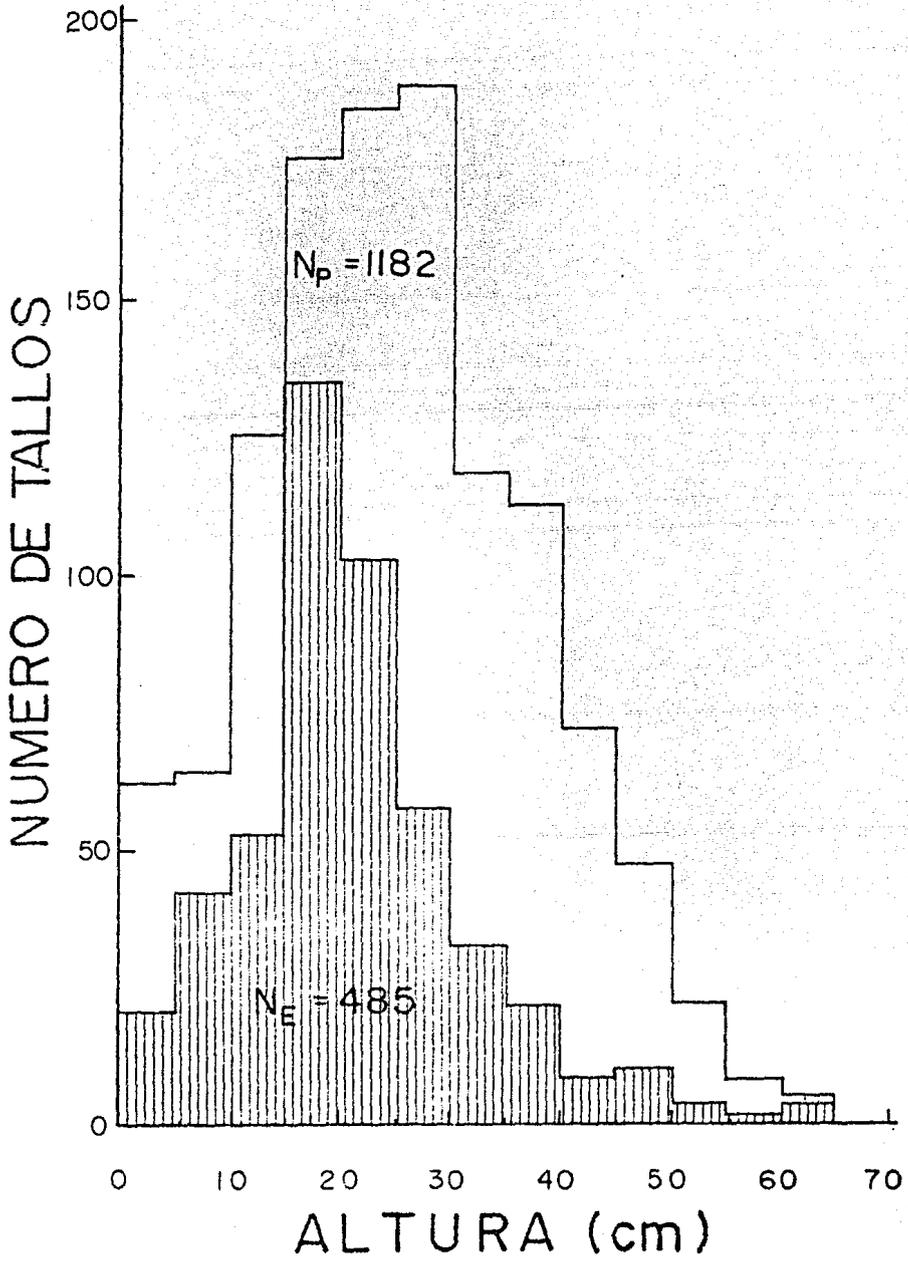
Las especies cuya densidad ha disminuido con la exclusión son:

Bouteloua simplex (f.d. = 333.75, $P < .0001$), Cyperus seslerioides (f.d. = 2.05, $P < .05$), Dalea bicolor (f.d. = 3.09, $P < .05$), Erodium cicutarium (f.d. = 1.15, $P < .01$), Euphorbia spp. (f.d. = 3.80, $P < .01$), Jatropha spathulata (f.d. = 2.99, $P < .05$), Leptochloa dubia (f.d. = 5.94, $P < .001$) y Mollugo verticillata (f.d. = 11.44, $P < .01$).

La gramínea dominante en la condición de exclusión es Bouteloua gracilis, herbácea perenne, cespitosa, de tallos erectos. Bajo pastoreo tiende a dominar Bouteloua simplex, que es una herbácea anual de crecimiento postrado o decumbente. Las especies más abundantes en la condición de exclusión son todas herbáceas erectas, a diferencia de la condición de pastoreo, en donde las herbáceas anuales son todas de crecimiento postrado.

Entre las especies perennes abundantes en la condición de pastoreo está Jatropha spathulata, de particular interés porque no es consumida por el ganado. Para detectar las diferencias poblacionales de esta especie perenne se realizó el conteo de tallos individuales en los 100 cuadrados de muestreo en cada condición y se obtuvo su altura. La Figura 1 muestra la distribución de la altura individual en las dos condiciones. La distribución de alturas de la población de J. spathulata en

Fig. 1. Distribución de frecuencias de altura sobre el suelo de tallos de Jatropha spathulata en condiciones de exclusión (E) y pastoreo (P). El número de tallos en cada condición corresponde al total presente en 100 cuadrados de 0.5 X 2.0 m cada uno, en cada una de las dos condiciones.

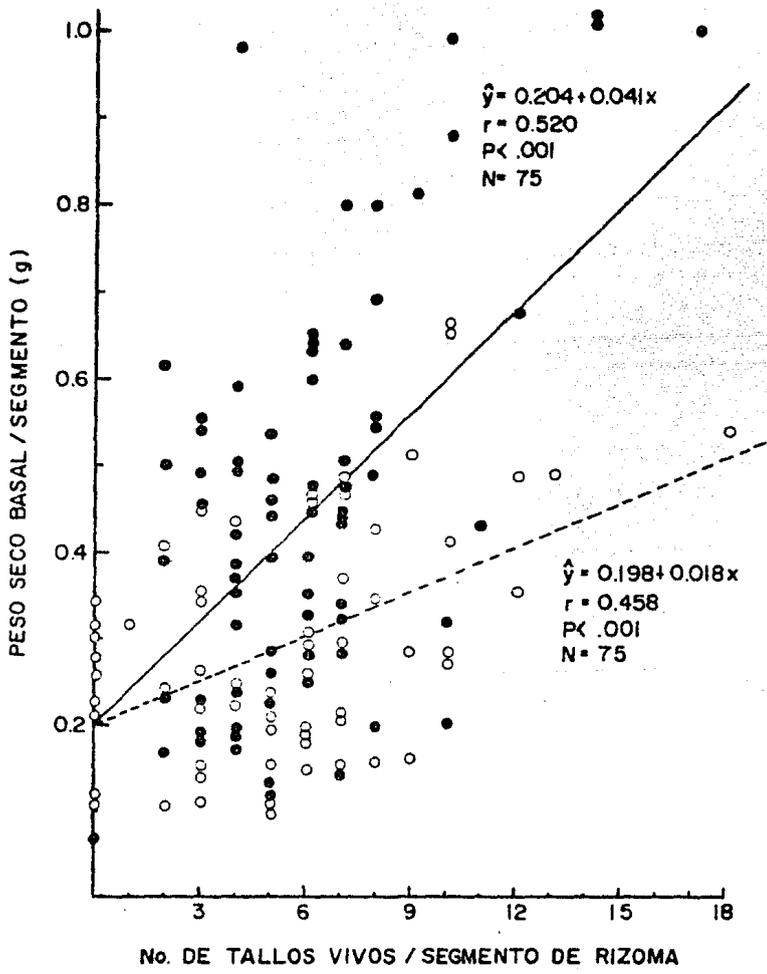


exclusión está incluida totalmente dentro de la curva que representa la distribución de la población en pastoreo. La población bajo exclusión no solo presenta un menor número de tallos por unidad de área, sino que el número de tallos tanto pequeños de surgimiento reciente como tallos grandes es menor en esta condición, siendo más leptocúrtica la distribución que pertenece a la condición de exclusión (prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, $P < .0001$).

Respuestas poblacionales de *Bouteloua gracilis* a la exclusión.

El efecto de la remoción de la parte aérea de *B. gracilis* por el ganado entre 1980 y 1983 fué determinado al inicio de la temporada de crecimiento de este último año mediante las diferencias en el vigor de las plantas bajo condiciones de exclusión y pastoreo. Con este fin, se evaluó el número de tallos vivos soportado por segmento de rizoma y el peso de la región de reserva que incluye raíz, rizoma y 1 cm de la base de los tallos correspondientes. La Fig. 2 muestra la relación entre el número de tallos vivos/segmento de rizoma y el peso seco basal de cada segmento para cada condición. El análisis estadístico aplicado corresponde al análisis de regresión lineal y prueba de igualdad de pendientes por medio de un análisis de covarianza (Sokal y Rohlf 1979, Steel y Torrie 1981). Los resultados del análisis muestran la relación establecida entre las variables ($P < .001$) para cada condición, y establece que las muestras no fueron obtenidas de poblaciones con la misma pendiente ($P < .001$). La población de *B. gracilis* en exclusión al inicio de la temporada de crecimiento presenta una mayor cantidad de reservas susceptibles de ser aprovechadas en la época favorable.

Fig. 2. Relación entre el número de tallos vivos por segmento de rizoma de Bouteloua gracilis y el peso seco basal por segmento. El peso seco basal incluye raíz, rizoma y 1 cm de la base de los tallos. Véanse otros detalles en Materiales y Métodos. Exclusión: puntos y línea continua; pastoreo: círculos y línea segmentada.



La Fig. 3 muestra la relación entre el número de tallos vivos/segmento de rizoma y el peso seco basal/tallo vivo. La población de B. gracilis bajo exclusión presenta un valor de la ordenada al origen superior al de pastoreo; las pendientes para las dos líneas de regresión no son diferentes. La prueba de igualdad de pendiente no fue realizada por lo obvio de los resultados obtenidos.

El número de tallos de B. gracilis al inicio de la temporada de crecimiento en la condición de exclusión fue significativamente mayor al de la condición de pastoreo (prueba t de Student de una cola, $N_1 = N_2 = 100$, $t = 7.83$, $P < .0005$). El tamaño poblacional en la condición de exclusión fue de 457.22 ± 323.40 tallos/m², mientras que la población bajo pastoreo tuvo una densidad de 142.43 ± 244.96 tallos/m² (N = 100 cuadrados de 0.5 x 2.0 m). El factor de diferencia fue de 3.21 veces más tallos en la población de B. gracilis al cabo de tres temporadas de crecimiento bajo exclusión.

Durante la temporada de crecimiento de 1983 (mayo a octubre) la población de B. gracilis aumentó en un factor de 1.82 (N = 24) en exclusión. En la condición de pastoreo, la población aumentó en el número de tallos 1.71 veces (N = 9). La evaluación de la densidad (tallos/m²) en los cuadrados testigos muestran un promedio ($\bar{X} \pm 1$ e.e.) de 862.40 ± 88.20 en exclusión al final de la cuarta temporada de crecimiento, mientras que el valor correspondiente en pastoreo fue de 170.08 ± 65.13 . El factor de diferencia entre las dos condiciones fue de 5.07.

El número de cepas de B. gracilis para la condición de exclusión fue de 8.6 ± 4.36 por m² mientras que la condición de pastoreo presentó

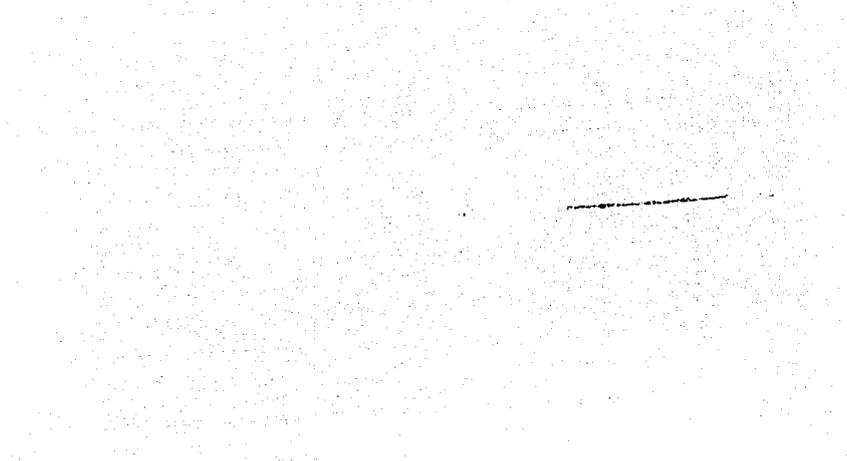
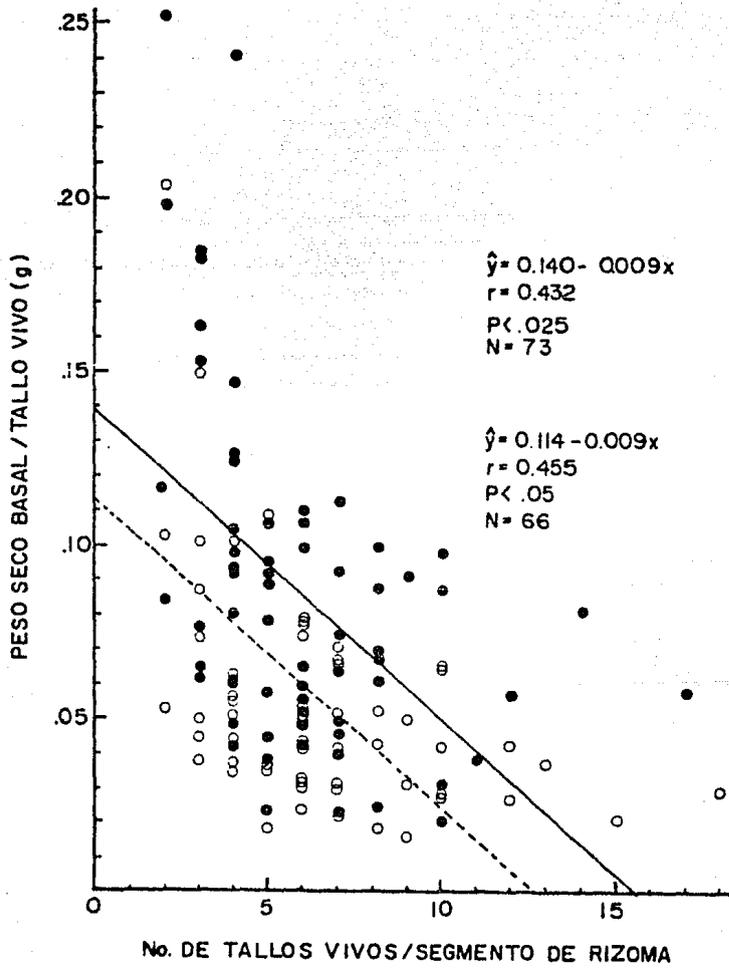


Fig. 3. Relación entre el número de tallos vivos por segmento de rizoma de Bouteloua gracilis y el peso seco basal por tallo vivo. El peso seco basal incluye raíz, rizoma y 1 cm de la base del tallo. Véanse otros detalles en Materiales y Métodos. Exclusión: puntos y línea continua; pastoreo: círculos y línea segmentada.



una densidad de 1.56 ± 2.99 por m^2 . La Fig. 4 muestra la distribución del número de tallos por cepa de la población de B. gracilis en condiciones de exclusión y pastoreo. El área excluida no sólo presenta mayor cantidad de cepas sino que existen gran cantidad de cepas con pocos tallos que indican su establecimiento en los últimos años.

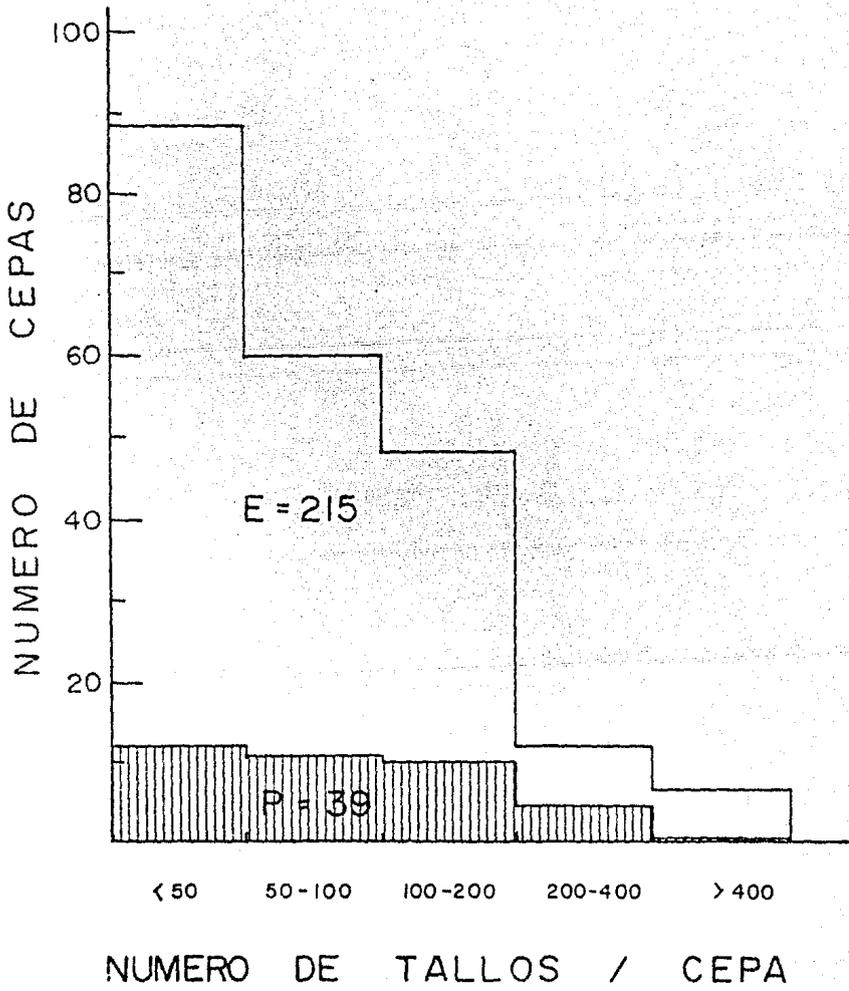
Cambios poblacionales de B. gracilis como respuesta a la eliminación selectiva de especies.

Para determinar los cambios poblacionales de B. gracilis ante la eliminación selectiva de especies se calcularon las tasas geométricas de crecimiento poblacional (λ) para cada tratamiento en ambas condiciones por unidad de área.

Las poblaciones de B. gracilis bajo exclusión no presentaron diferencias en sus λ en los tratamientos de remoción de las herbáceas acompañantes en comparación con el testigo ($F_{2,68} = 0.12, P > .10$). Bajo condiciones de pastoreo el crecimiento de las poblaciones fue significativamente diferente debido a los tratamientos de remoción de especies ($F_{2,28} = 6.21, P < .01$). Cuando se eliminaron las especies no gramíneas la población de B. gracilis tuvo un incremento mayor que el que presentó cuando se eliminaron todas las herbáceas acompañantes (P3). En este último caso el crecimiento poblacional fue semejante al que experimentó la población bajo condiciones naturales (P4); prueba de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls, $P = .01$).

El análisis de B. gracilis al final de la cuarta temporada de crecimiento se realizó mediante análisis de varianza con dos criterios

Fig. 4. Distribución de frecuencias del número de tallos vivos por cepa de Bouteloua gracilis en condiciones de exclusión (E) y pastoreo (P). Las observaciones en cada condición corresponden al total de 25 cuadrados de 0.5 X 2.0 m, cada una, en los tratamientos testigo de cada condición.



de clasificación, comparando el número de tallos, relación tallos reproductivos/tallos vegetativos y altura máxima de los mismos por cepa entre tratamientos y entre condiciones (Cuadro 7).

El número de tallos por cepa entre condiciones no es significativamente diferente. Existen diferencias significativas entre tratamientos en donde el tratamiento de eliminación de todas las especies acompañantes de B. gracilis (P3) es en donde se presenta un mayor número de tallos por cepa. Este mismo tratamiento bajo exclusión presenta un número de tallos mayor a los testigos y los tratamientos de eliminación de no gramíneas no presentan diferencias significativas bajo exclusión y pastoreo (prueba de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls).

La relación entre tallos reproductivos/tallos vegetativos (R/V) entre las cepas de las dos condiciones y los distintos tratamientos no es diferente, en todos los casos la relación entre los tallos persiste.

La altura máxima de los tallos presentes en las cepas fue significativamente mayor para la condición de exclusión, encontrándose una altura media de 59.31 (N=518) para exclusión y de 48.60 (N=119) para pastoreo.

Respuesta de las gramíneas a la eliminación selectiva de especies

Las gramíneas presentes en el área de estudio incluyen especies anuales y perennes. Las primeras fueron evaluadas por el número de individuos y las segundas por el número de tallos. Solamente fueron analizadas aquellas especies que tuvieran una frecuencia igual o mayor

Cuadro 7. Análisis de varianza con dos criterios de clasificación para el número de tallos por cepa (NT), relación tallos reproductivos/tallos vegetativos (R/V) y alturas de tallos de Bouteloua gracilis.

(a) NT	Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	F	P
	Condición	1	28446.9708	2.31	0.1289
	Tratamiento	2	208810.1131	8.49	0.0002 ***
	Cond. X Trat.	2	8281.8608	0.34	0.7144
	Error	631	7763876.2959		
(b) R/V					
	Condición	1	11.3834	0.63	0.4265
	Tratamiento	2	56.6616	1.58	0.2076
	Cond. X Trat.	2	5.0267	0.14	0.8695
	Error	631	11342.2899		
(c) ALT					
	Condición	1	11109.6546	39.16	0.0001 ***
	Tratamiento	2	172.3537	0.30	0.7382
	Cond. X Trat.	2	165.7747	0.29	0.7468
	Error	631	179023.0212		

el 40% en una u otra condición. Debido al tipo de evaluación de estas especies, el análisis se realizó contrastando, por una parte, los tratamientos que implicaron eliminación de las gramíneas, observando el reclutamiento de individuos (E2 vs. E3 y P2 vs. P3), por otra parte, los tratamientos que implicaron la observación de las gramíneas establecidas ante la modificación de la composición florística (E1 vs. E4 y P1 vs. P4).

El cambio en las especies de gramíneas ante la eliminación de las herbáceas no gramíneas (P1) fue significativo solo para Bouteloua simplex en la condición de pastoreo, en donde esta eliminación provocó una disminución en el número de individuos por unidad de área (P1 = $6.64 \pm 13.85 \text{ ind/m}^2$, P4 = $13.56 \pm 17.16 \text{ ind/m}^2$; Cuadro 8). Microchloa kunthii y Leptochloa dubia; que son especies abundantes en pastoreo, no fueron afectadas por la eliminación de las herbáceas bajo ninguna condición.

En la eliminación de las especies gramíneas en la condición de pastoreo, Eragrostis pectinacea presentó una menor cantidad de tallos que cuando se eliminaron todas las especies excepto Bouteloua gracilis (P2 = $41.04 \pm 999.74 \text{ tallos/m}^2$, P3 = $121.92 \pm 142.90 \text{ tallos/m}^2$; Cuadro 8). En exclusión las diferencias en la producción de tallos no fueron significativas para Eragrostis pectinacea, Microchloa kunthii presentó una respuesta significativamente diferente bajo los tratamientos. Sin embargo las diferencias en esta especie perenne fueron detectadas desde el inicio de la temporada de crecimiento y pueden ser debidas al tamaño de muestra empleado en particular para esta especie por lo que no se incluye el Cuadro 8. Sporobolus atrovirens es otra gramínea que presenta respuesta bajo exclusión a la elimina-

ción de las especies (E3), siendo mayor el número de tallos bajo este tratamiento que cuando sólo se eliminan las gramíneas (P2) ($P2 = 8.72 \pm 15.87$ tallos/m², $P3 = 14.08 \pm 27.37$ tallos/m²; Cuadro 8).

Respuesta de las especies no gramíneas a la eliminación selectiva de especies.

Las especies consideradas dentro de este rubro son aquellas que se presentaron con una frecuencia igual o mayor al 40% en al menos dos tratamientos. El cuadro 9 presenta estas especies y la probabilidad asociada con la prueba de Kruskal-Wallis para determinar el efecto de la eliminación selectiva de especies en ambas condiciones.

Las especies que presentaron respuesta a la eliminación selectiva de especies bajo exclusión fueron Dalea foliolosa ($P > .025$) y Oxalis divergens ($.05 < P < .10$), que se encuentra cercano al límite de significancia. Las dos especies en el tratamiento de eliminación de las herbáceas no gramíneas (E1) presentaron una mayor densidad que en los cuadrados de los otros tratamientos. Las especies restantes no presentaron diferencias significativas ($P > .10$; Cuadro 9).

En la condición de pastoreo, las especies que fueron afectadas por la eliminación selectiva de especies fueron Bahia schaffneri ($P < .025$), Evolvulus alsinoides ($P < .001$) y Mollugo verticillata ($P < .01$). Las especies que presentaron valores de probabilidad en el límite de significancia fueron Dalea foliolosa, Euphorbia spp. y Talinopsis frutescens. El tratamiento para el cual la mayoría de las especies presenta una respuesta significativa es el tratamiento de eliminación de todas las especies excepto B. gracilis en la condición de pastoreo (P3).

Cuadro B. Resultados de pruebas de U de Mann-Whitney para determinar efecto de eliminación selectiva de especies sobre las gramíneas. Solamente se muestran resultados de aquellas comparaciones para las cuales se dispuso de no menos del 40% de frecuencia (presencia en no menos de 10 cuadrados de muestreo). E1 a E4 y P1 a P4 corresponden a los tratamientos establecidos descritos en Materiales y Métodos. El tratamiento entre paréntesis representa la mayor densidad.

Especie	Exclusión		Pastoreo	
	E1 vs. E4	E2 vs. E3	P1 vs. P4	P2 vs. P3
<u>Aristida adscensionis</u>	-	NS	-	NS
<u>Bouteloua simplex</u>	-	-	P=.037 (P4)	NS
<u>Eragrostis pectinacea</u>	-	NS	-	P=.011 (P3)
<u>Leptochloa dubia</u>	-	NS	NS	NS
<u>Sporobolus atrovirens</u>	-	P=.025 (E3)	-	NS

NS = P >.05 .

Cuadro 9. Probabilidades asociadas con los valores de la prueba de Kruskal-Wallis para determinar el efecto de eliminación selectiva de especies sobre las herbáceas no gramíneas. Solamente se muestran resultados de aquellas comparaciones para las cuales se dispuso de no menos del 40% de frecuencia. E1 a E4 y P1 a P4 corresponden a los tratamientos descritos en Materiales y Métodos. El tratamiento entre paréntesis representa la mayor densidad.

<u>Especie</u>	<u>Exclusión</u>	<u>Pastoreo</u>
<u>Bahía schaffneri</u>	.25	.025 (P3)
<u>Crotalaria pumila</u>	.10	.10
<u>Dalea foliolosa</u>	.025 (E1)	.05 < P < .10 (P3)
<u>Drymaria af. glandulosa</u>	.10	-
<u>Euphorbia spp.</u>	.10	.05 < P < .10 (P4 > P3)
<u>Evolvulus alsinoides</u>	.25	.001 (P3)
<u>Heterosperma pinnatum</u>	.25	.25
<u>Jatropha spathulata</u>	.95	.50
<u>Mollugo verticillata</u>	-	.01 (P3)
<u>Nama hispidum</u>	.10	-
<u>Oxalis divergens</u>	.05 < P < .10 (E1)	-
<u>Talinopsis frutescens</u>	.50	.05 < P < .10 (P3)

DISCUSION

Diferencias en composición florística y abundancia relativa de especies en condiciones de pastoreo y exclusión.

El pastoreo ha sido considerado como un factor que influye en el desarrollo de las comunidades vegetales. En muchas comunidades su efecto determina los niveles locales de diversidad al afectar la distribución y abundancia de las poblaciones componentes (Harper 1979, Lubchenco 1978, Lubchenco y Gaines 1981).

En este estudio se observó que las modificaciones que la vegetación del agostadero semiárido ha sufrido después de tres años de ser excluido de la influencia del pastoreo por ganado, se han traducido más en cambios poblacionales de las especies componentes que en el cambio en la diversidad de la comunidad. Estas modificaciones a largo plazo, pueden dar lugar a cambios en la composición florística de la comunidad como lo permite suponer el lento dinamismo de las zonas con limitantes climáticas.

En el Cuadro 2 se muestra la composición florística de las herbáceas presentes en la comunidad en condiciones de exclusión y pastoreo. Si bien están presentes especies que no se encuentran reportadas en alguna de las dos condiciones, estas especies se encuentran en frecuencias tan bajas que escapan al tamaño de muestra empleado, y no necesariamente representan especies ausentes en dicha condición.

La comunidad estudiada muestra tres categorías de especies en atención al grado de cambio en sus abundancias al ser excluidas del

pastoreo. La existencia de diferentes grados de cambio de las especies excluidas sugiere asociaciones de especies que varían en función de las especies que sean preferencialmente consumidas o dañadas.

Cerca del 50% de las especies herbáceas pertenecen a la categoría de especies que no han sufrido cambios apreciables en sus frecuencias. Estas especies se encuentran dentro de todas las clases de frecuencias establecidas. Sin embargo, la mayor parte de ellas son más bien escasas o tienen una frecuencia media. Dentro de estas especies se pueden destacar dos grupos: (1) especies cuyas densidades no tienen grandes variaciones y cuyas poblaciones en ambas condiciones permanecen estables, y (2) especies cuya abundancia varía de una condición a otra, aunque tengan frecuencias similares. Las especies del primer grupo son escasas; las del segundo grupo tienen en su mayoría frecuencia media. El aumento en la densidad de estas últimas especies es posiblemente debido a la existencia de sitios específicos donde su establecimiento o desarrollo es favorecido. Las diferencias después de tres años no son significativas (Cuadro 5), pero sus valores de probabilidad se encuentran en el límite de significancia. Estas especies son: Drymaria af. glandulosa, Heterosperma pinnatum y Oxalis divergens que son favorecidas con la exclusión, y Cyperus spectabilis, Desmodium procumbens, Evolvulus alsinoides, Microchloa kunthii y Setaria geniculata, que tienen mayores densidades bajo pastoreo.

Las especies que muestran indicios de ser modificadas por la exclusión son en su mayoría escasas, lo que no permitió la aplicación de pruebas estadísticas. Entre estas especies se destacan Opuntia sp.; que fue evaluada por medio de la cantidad de individuos que emergieron

en la temporada de crecimiento de 1983, y cuya densidad fue mayor en exclusión, y Solanum politricon que disminuyó con la suspensión del pastoreo. Otras especies pertenecientes a esta misma categoría son Cyperus seslerioides y Dalea bicolor, cuyas densidades son mayores en pastoreo; esta última especie presenta mayor número de plántulas emergidas en pastoreo que en exclusión. Bajo exclusión se observó un incremento de Nama hispidum.

La última categoría establecida corresponde a las especies que presentan cambios notables en sus frecuencias. Estas especies son las más abundantes en alguna de las dos condiciones. Las diferencias fundamentales detectadas dentro de este grupo de especies con la exclusión es la disminución de especies anuales de crecimiento postrado como Bouteloua simplex y de Jatropha spathulata, y un incremento de Bouteloua gracilis y de la densidad de especies de crecimiento erecto.

Bouteloua gracilis es consumida preferentemente por el ganado e incrementa su tamaño poblacional considerablemente con la exclusión, por el contrario, B. simplex que es frecuente en pastoreo, se encuentra entre las especies más escasas en la exclusión. El establecimiento exitoso de especies anuales en comunidades sujetas al pastoreo es un fenómeno de común ocurrencia y ha sido mencionado por diversos autores (Heady 1975, Stoddart, Smith y Box 1975, Westoby 1980). En este estudio se encontró que B. simplex es la gramínea anual que es favorecida por el pastoreo.

Las modificaciones fundamentales que crea el pastoreo en el agostadero como son el pisoteo, el agotamiento de reservas, el consumo de

la parte aérea de las especies apetecibles, la compactación del suelo, decrecimiento de la capacidad de infiltración, muerte de las cepas y mayor cantidad de espacios abiertos para la colonización vegetal, disminuyen las posibilidades de crecimiento vegetal (Webb 1982). Las especies con la mayor densidad establecidas en la condición de pastoreo del área de estudio tienen características morfológicas y en su ciclo biológico que les permite crecer bajo condiciones creadas por el pastoreo. Estas especies son especies ruderales (sensu Grime 1982), efímeras, que no producen mucha biomasa, sus hojas son pequeñas, su raíz no tiene gran penetración, y su hábito de crecimiento es postrado. Con la eliminación del pastoreo la competencia por luz se intensifica, y por tanto las especies que tienen capacidad de tolerar esta condición o de crecer y ocupar estratos superiores son las que pueden establecerse más exitosamente, disminuyendo las especies encontradas en los espacios abiertos como B. simplex, Erodium cicutarium, Euphorbia spp. y Mollugo verticillata. Por otra parte, la cantidad de mantillo presente en la superficie del suelo aumenta con la exclusión, lo que favorece la captación y retención de niveles relativamente altos de humedad y amortigua los cambios de temperatura de la superficie del suelo. Las especies encontradas con mayor abundancia bajo exclusión parecen tener características de especies resistentes a condiciones xéricas tales como suculencia, hojas reducidas o presencia de tomento.

Entre las herbáceas perennes dominantes en pastoreo se encontró a Jatropha spathulata, que no es consumida por el ganado, ni aparentemente por ningún otro herbívoro en forma intensa. En la condición de exclusión esta especie aparentemente no presenta la misma tasa de

crecimiento poblacional que tiene en pastoreo. La cantidad de tallos pequeños de surgimiento reciente bajo exclusión son pocos, al igual que tallos de tamaños mayores. Es posible que esta especie compita en exclusión con algunas de las especies que vienen a dominar con la eliminación del pastoreo y ocupen el mismo estrato como Bouteloua gracilis, o decrezca debido a las condiciones creadas por el conjunto de especies favorecidas en esta condición.

Respuestas poblacionales de Bouteloua gracilis a la exclusión

Bouteloua gracilis es considerada como una de las gramíneas forrajeras más importantes de las zonas semiáridas de México. Es una especie nativa que se caracteriza por presentar cierto grado de resistencia al pastoreo, el cual en forma moderada algunas veces la favorece (Hernández-Xolocotzi 1959).

Bouteloua gracilis es una de las especies poco frecuentes ante la intensidad del pastoreo al cual está sujeta la zona de estudio. Esta gramínea responde a la exclusión rápidamente encontrándose después de la cuarta temporada de crecimiento poblaciones con patrones de abundancia y distribución completamente diferentes bajo las dos condiciones de utilización.

Después del primer año de exclusión la densidad de B. gracilis y el número de tallos presentes por planta no cambian significativamente. Sin embargo, en una evaluación anterior se detectó una mayor densidad de plántulas emergidas en el área excluida (Zamudio-Figueroa, no publicado). Esta diferencia en la cantidad de plántulas se ha traducido

después de la cuarta temporada de crecimiento en un incremento en la cantidad de individuos establecidos, encontrándose 5.51 veces más cepas en la zona de exclusión. El reclutamiento de nuevos individuos en los últimos cuatro años se infiere con base en la gran cantidad de cepas presentes en la zona excluida que poseen un reducido número de tallos, (Fig. 4).

La respuesta de B. gracilis a la exclusión no solo se expresa en el número de cepas establecidas. El número de tallos producidos por cepa también se ha incrementado notoriamente. Estas modificaciones en las poblaciones de B. gracilis al inicio de la cuarta temporada de crecimiento muestra una diferencia de 3.41 veces más tallos/m² en exclusión que en pastoreo, aumentando a 5.07 este factor de diferencia al final de la temporada.

Con la exclusión se impide la eliminación de la parte aérea de la planta, lo cual permite la síntesis de sustancias que son almacenadas en las regiones de reserva. La cantidad de tallos que puede soportar la planta por cada segmento de rizoma es mayor con la exclusión, esto ha favorecido la emergencia de numerosos tallos en las temporadas de crecimiento subsecuentes y se ha traducido en el incremento en el factor de diferencia encontrado en el número de tallos al final de la cuarta temporada de crecimiento.

Cambios poblacionales de Bouteloua gracilis como respuesta a la eliminación selectiva de especies.

El efecto de la eliminación selectiva de ciertas especies vegetales en la comunidad permite detectar algunas interacciones que pueden

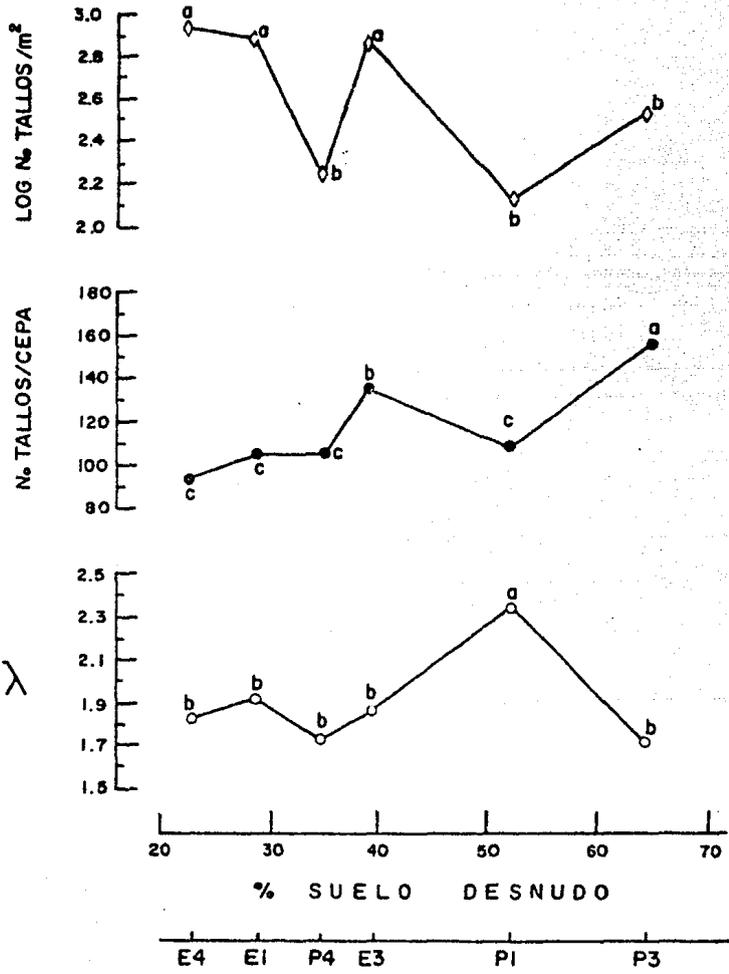
facilitar el incremento o establecimiento de otras especies y establecer la secuencia sucesional y su tasa de desarrollo (Drury y Nisbet 1973, Connell y Slatyer 1977, Werner 1979, Peet y Christensen 1980, Hills y Vankat 1982, Parrish y Bazzaz 1982).

La gramínea dominante Bouteloua gracilis presentó una respuesta diferencial a los tratamientos de eliminación selectiva de especies sólo dentro de la condición de pastoreo, donde el efecto del ganado además de los cambios en la abundancia de las especies por su consumo, y por tanto modificación de las interacciones entre la vegetación puede introducir cambios severos en el ambiente a nivel microclimático y edáfico que repercuten en la disponibilidad de recursos para la vegetación .

La respuesta de B. gracilis se explica con ayuda de la figura 5. En esta figura la tasa geométrica de crecimiento (λ) de las poblaciones de B. gracilis para cada tratamiento, el número de tallos/cepa y el número de tallos/m² se relacionan con el porcentaje de suelo desnudo correspondiente a cada tratamiento para las dos condiciones. El porcentaje de suelo desnudo puede asociarse con el grado de perturbación , con la cantidad de recursos disponibles y/o almacenados, y es inversamente proporcional a la cobertura presente.

Bajo exclusión, el tratamiento que presenta la menor perturbación es el tratamiento testigo (E4). Las condiciones que prevalecen en este tratamiento son la presencia de todas las especies asociadas naturalmente a B. gracilis y la más alta densidad poblacional de B. gracilis, evidenciada por la mayor cantidad de tallos/m² en la condición de exclusión. Si bien esta es la condición menos perturbada, cabe suponer

Fig. 5. Relación entre el porcentaje de suelo desnudo en cada uno de los tratamientos en exclusión (E1, E3 y E4) y pastoreo (P1, P3 y P4), y la tasa geométrica de incremento poblacional de tallos de Bouteloua gracilis (λ), el número de tallos por cepa, y el número de tallos por m^2 . Véase la descripción de los tratamientos y el procedimiento de evaluación del porcentaje de suelo desnudo en Materiales y Métodos.



que es la que presenta mayor competencia tanto interespecífica como intraespecífica que puede limitar el crecimiento poblacional de B. gracilis. En el tratamiento de eliminación de las especies no gramíneas en exclusión (E1) la competencia interespecífica pudo disminuir considerablemente, permaneciendo la competencia de B. gracilis con las gramíneas. Sin embargo, la competencia intraespecífica pudo ser alta por la cantidad de cepas producidas después de tres años de exclusión. Las mejores condiciones de disponibilidad de recursos de todos los casos para B. gracilis pudieron presentarse en el tratamiento E3, donde esta especie no tuvo competidores. Cabría esperar que bajo estas condiciones supuestamente más favorables en cuanto a recursos disponibles tuviera mayores posibilidades de incremento. No obstante, en este caso, el incremento poblacional observado de B. gracilis es comparable al experimentado en los tratamientos de exclusión. Aparentemente, aún cuando la competencia interespecífica no existió en este caso la competencia intraespecífica siguió siendo intensa.

Estos tratamientos no se pueden asociar obviamente con el efecto de eliminación selectiva de especies, y pueden deberse principalmente a la heterogeneidad existente en el sistema de estudio. No obstante, las diferencias encontradas entre la condición de pastoreo y exclusión no son significativas.

Los resultados obtenidos sugieren fuertemente que B. gracilis puede ser favorecida por un grado de perturbación intermedio, y que esta especie cuando se expone a exclusión indefinida puede ser reemplazada por alguna otra especie sucesionalmente más tardía.

Respuestas a la eliminación selectiva de especies.

El número de especies que mostraron respuesta a la eliminación selectiva de especies en el primer año de establecimiento de los tratamientos es sorprendentemente alto, y fue probablemente favorecido por la ocurrencia de la precipitación en los meses más apropiados en el año de estudio para esta zona. Las especies que fueron susceptibles a la modificación en la composición florística pueden agruparse de acuerdo con su respuesta a la exclusión y los tratamientos de eliminación selectiva de especies:

1. Especies cuyas poblaciones no muestran diferencias significativas entre las condiciones de exclusión y pastoreo, pero que presentan mayor emergencia de plántulas cuando existe la mayor disponibilidad de recursos y máxima perturbación, como en el tratamiento P3. Entre estas se encuentran Bahía schaffneri y Eragrostis pectinacea.

2. Especies favorecidas por la exclusión, que presentan la mayor emergencia de plántulas cuando se liberan parcialmente de la presión de otras especies sólo en la condición de exclusión. Entre estas se pueden mencionar Dalea foliolosa (E1) y Sporobolus atrovirens (E3).

3. Especies favorecidas por el pastoreo, que presentan la mayor emergencia de plántulas en condiciones de mayor perturbación como en el tratamiento P3. Entre estas se encuentran Evolvulus alsinoides y Mollugo verticillata.

4. Especies favorecidas por el pastoreo, que presentan una menor emergencia de individuos cuando Bouteloua gracilis presenta su mayor crecimiento poblacional, tal como Bouteloua simplex en el tratamiento de eliminación de herbáceas no gramíneas en pastoreo (P1).

5. Especies que no son modificadas por la eliminación del pastoreo ni por la eliminación selectiva de especies (Cuadros 3 y 4).

La factibilidad de poderse agrupar especies con respuestas similares al tipo de perturbación establecido sugiere la operación de varios mecanismos de reemplazo de especies en la comunidad, tal y como han indicado Connell y Slatyer (1977) y Hills y Vankat (1982). La respuesta de Bahia schaffneri y Eragrostis pectinacea, pertenecientes al primer grupo de especies, muestra la existencia de especies con alta capacidad para la colonización del hábitat perturbado. Este grupo de especies presenta una abundante emergencia de plántulas bajo condiciones de máxima perturbación, con alta proporción de suelo desnudo, y que ocurren en etapas sucesionalmente tempranas y más avanzadas con densidades similares. Sin embargo, aunque estas especies pueden persistir en etapas sucesionalmente más avanzadas, su eliminación (o daño) permite su reemplazo por otras especies. En este estudio se observó que Dalea foliolosa y Sporobolus atrovirens incrementaron su densidad en las parcelas excluidas en las que se eliminaron todas las herbáceas no gramíneas, incluyendo B. schaffneri y E. pectinacea. Esto sugiere un efecto inhibitorio (sensu Connell y Slatyer 1977) de estas dos últimas especies sobre otras como D. foliolosa y S. atrovirens, que fueron agrupadas dentro del segundo grupo.

Evolvulus alsinoides y Mollugo verticillata son especies que muestran gran capacidad para la colonización de espacios abiertos como lo indica su abundancia en condiciones de máxima perturbación, y son especies de etapas relativamente tempranas, como lo indica su alta densidad bajo condiciones de pastoreo. Su baja densidad en condiciones de exclusión

sugiere que su hábito de crecimiento postrado no les permite competir en condiciones de menor intensidad de luz, ocasionadas por las especies erectas dominantes en etapas sucesionalmente más avanzadas (áreas excluidas). La respuesta observada en estas especies de hábito postrado sugiere que su mantenimiento o incremento estarían asociados con un cierto nivel mínimo de perturbación por pastoreo (u otro), que elimine el dosel de las herbáceas erectas.

El cuarto grupo de especies que aquí se incluye es el que está constituido por Bouteloua gracilis, que puede considerarse como sucesionalmente tardía, y B. simplex, que puede considerarse como sucesionalmente temprana. En el tratamiento que implica un grado de perturbación intermedio (el de eliminación de las especies no gramíneas en pastoreo), B. simplex es la única gramínea que presenta una menor densidad poblacional en comparación con el testigo. Bajo pastoreo B. simplex es la gramínea que se encuentra con mayor densidad, y justamente en el tratamiento en el cual B. gracilis presenta su mayor crecimiento poblacional, B. simplex decrece. La casi total desaparición B. simplex en parcelas excluidas, donde B. gracilis es 5.07 veces más abundante y su disminución cuando B. gracilis incrementa, sugieren el paulatino reemplazamiento de una especie sucesionalmente temprana por una especie tardía, a través de un mecanismo de facilitación (sensu Connell y Slatyer 1977).

El último grupo de especies que se discute aquí está compuesto por una alta proporción (> 60%) de la flora local (en frecuencia o densidad) que no presenta cambios significativos ante la eliminación selectiva de

especies ni ante la suspensión del pastore. Estas especies, que generalmente presentan baja frecuencia (menor del 50%) aportan estabilidad en el sistema (Cuadros 3 y 4).

CONCLUSIONES

1. No se encontraron diferencias notables en la composición florística del agostadero en exclusión y pastoreo después de tres años de exclusión. Se encontraron diferencias significativas en los tamaños poblacionales de varias especies en exclusión y pastoreo. Un alto porcentaje de la flora no mostró cambios apreciables en su densidad y frecuencia. Se identificaron especies indicadoras de pastoreo tales como Bouteloua simplex, Erodium cicutarium, Euphorbia spp., Jatropha spathulata y Mollugo verticillata. Se identificaron especies indicadoras de recuperación incipiente del agostadero tales como Bouteloua gracilis, Dalea foliolosa, Gibasis linearis y Nana hispidum.
2. Se encontró que la población de Bouteloua gracilis después de tres años de exclusión presenta patrones de abundancia y distribución completamente diferentes a la población bajo pastoreo continuo. Las diferencias se deben tanto al reclutamiento de nuevos individuos como al incremento en el número de tallos por cepa.
3. Se encontró una respuesta significativa de Bouteloua gracilis a la eliminación selectiva de especies, incrementando su tamaño poblacional bajo condiciones de perturbación intermedia.
4. Se identificaron grupos de especies que muestran respuestas similares o contrarias ante la eliminación selectiva de especies que permiten sugerir algunas secuencias de reemplazo sucesional bajo diferentes niveles de perturbación por pastoreo.

LITERATURA CITADA

Nota: Las referencias han sido preparadas de acuerdo al formato seguido en números recientes de la revista Ecology, publicación oficial de la Ecological Society of America.

Bazzaz, F. A. y J. A. D. Parrish. 1982. Organization of grassland communities. Páginas 233-254 en J. R. Estes, R. J. Tyrl y J. N. Brunken, editores. Grasses and grasslands: systematic and ecology. University Press, Norman, Oklahoma, USA.

Beatley, J. C. 1974. Effects of rainfall and temperature on the distribution and behavior of Larrea tridentata in the Mohave Desert of Nevada. Ecology 55: 245-261

Claverán, R. y M. H. González. 1969. Manejo del pastoreo en los agostaderos de zonas áridas. Páginas 137-148 en T. W. Box y P. Rojas-Mendoza, editores. Simposio internacional sobre el aumento de la producción en zonas áridas. ICASALS, No.3, Lubbock, Texas, USA.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Publication 242, Washington, District of Columbia, USA.

Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24: 252-284.

Colinvaux, P. A. 1980. Introducción a la ecología. Limusa, México, Distrito Federal, México.

- Connell, J. H. 1970. Some mechanisms producing structure in natural communities. Páginas 460-490 en M. L. Cody y J. M. Diamond, editores. Ecology and evolution of communities. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111: 1119-1144.
- Cooper, W. S. 1923. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. Ecology 4: 93-128, 223-246, 355-365.
- Cowles, H. C. 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development and classification of plant societies. Botanical Gazette 31: 73-108, 145-182.
- Crafton, W. M. y B. W. Wells. 1934. The old field prairie: an ecological study. Páginas 55-76 en F. B. Golley, editor. Ecological succession. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- Crespo-Oviedo, A. M. 1976. Villa de Reyes, San Luis Potosí: un núcleo agrícola en la frontera norte de Mesoamérica. Colección científica (Arqueología) No. 42, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Distrito Federal, México.
- Crocker, R. L. y J. Major. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface at Glacier Bay, Alaska. Journal of Ecology 43: 427-448.

- Davidson, J. L. y F. L. Milthorpe. 1966. The effect of defoliation on the carbon balance in Dactylis glomerata. *Annals of Botany* 30: 185-198.
- Dayton, P. K. 1971. Competition and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- Detling, J. K. y M. I. Dyer. 1981. Evidence for potential plant growth regulators in grasshoppers. *Ecology* 62: 485-488.
- Drury, W. H. y I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54: 331-368.
- Dyer, M. I., J. K. Detling, D. C. Coleman y D. W. Hilbert. 1982. The role of herbivores in grasslands. Páginas 255-295 en J. R. Estes, R. J. Tylr y J. N. Brunken, editores. *Grasses and grasslands: systematics and ecology*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA.
- Dyer, M. I. y V. G. Bokhari. 1976. Plant-animal interactions: studies of the effect of grasshopper on blue grama grass. *Ecology* 57: 762-772.
- Ellison, L. 1960. Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Botanical Review* 26: 1-78.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

- Golley, F. B. 1977. Ecological succession. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa, México, Distrito Federal, México.
- Gross, R. S., y P. A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies of four co-occurring species of goldenrod (Solidago: Compositae). Ecological Monographs 53: 95-117.
- Gulmon, S. L., N. R. Chiariello, H. A. Mooney y C. C. Chu. 1983. Phenology and resource use in three co-occurring grassland annuals. Oecologia 58: 33-42.
- Harper, J. L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. Brookhaven National Laboratory Symposia in Biology 22: 48-61.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, England.
- Heady, H. F. 1958. Vegetational changes in the California annual type. Ecology 39: 402-415.
- Heady, H. F. 1975. Rangeland management. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1958. Las zonas agropecuarias de México. Agricultura Técnica en México 1(5): 19-21, 48-58.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1959. Zacates indígenas. Agricultura Técnica en México 1(8): 26-30.

Hernández-Xolocotzi, E. 1964. Los pastos y pastizales. Páginas 96-134 en E. Beltrán, editor. Las zonas áridas del centro y noreste de México. Instituto Nacional de Recursos Naturales Renovables, México, Distrito Federal, México.

Hernández-Xolocotzi, E. 1970. Mexican experience. Páginas 317- 343 en H. E. Dregne, editor. Arid lands in transition. American Association for the advancement of Science No. 90, Washington, District of Columbia, USA.

Hills, M. H. y J. L. Vankat. 1982. Species removals from a first-year old-field plant community. Ecology 63: 705-711.

Hope-Simpson, J. F. 1940. Studies of the vegetation of the English chalk. I. Late stages in succession leading to chalk grassland. Journal of Ecology 28: 386-402.

Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 25-37.

Huffaker, C. B. y C. E. Kenneth. 1959. A ten-year study of vegetational changes associated with biological control of Klamath weed. Journal of Range Management 12: 68-82.

Hutchinson, G. E. 1981. Introducción a la ecología de poblaciones. Blume, Barcelona, España.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104: 501-528.

Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. American Naturalist 123: 338-353.

- Johnston, M. C. 1963. Past and present grassland of southern Texas and Northeast Mexico. *Ecology* 44: 456-466.
- Jones, M. G. 1933. Grassland management and its influence on the sward. *Journal of the Royal Agricultural Society of England* 94: 21-44.
- Kershaw, K. A. 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold, London, England.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112:23-39.
- Lubchenco, J. y S. D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 405-437.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York, New York, USA.
- MacMahon, J. A. 1979. North American deserts: their floral and faunal components. Páginas 21-82 en R. A. Perry y D. W. Goodall, editores. *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management. Volume I, International Biological Programme 16*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Major, J. 1974. Nitrogen accumulation in successions. Páginas 207-213 en R. Knapp, editor. *Vegetation dynamics. Handbook of vegetation science, Volume 8*. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands.

- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, España.
- McIntosh, R. P. 1981. Succession and ecological theory. Páginas 11-23 en D. C. West, H. H. Shugart y D. B. Botkin, editores. *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703.
- Medellín-Leal, F. y A. Gómez-González. 1979. Management of natural vegetation in the semiarid ecosystems of Mexico. Páginas 350-375 en B. H. Walker, editor. *Management of semiarid ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Mellinger, M. V. y S. J. McNaughton. 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in central New York. *Ecological Monographs* 45: 161-182.
- Miles, P. W. 1968. Insect secretion in plants. *Annual Review of Phytopathology* 6: 137-164.
- Miles, P. W. y J. Lloyd. 1967. Synthesis of plant hormones by salivary apparatus of plant-sucking Hemiptera. *Nature* 213: 801-802.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.

Monson, R. K. y G. J. Williams. 1982. A correlation between photosynthetic temperature adaptation and seasonal phenology patterns in the shortgrass prairie. *Oecologia* 54: 58-62.

Monson, R. K., R. O. Littlejohn Jr. y G. J. Williams. 1983. Photosynthetic adaptation to temperature in four species from the Colorado shortgrass steppe: a physiological model for coexistence. *Oecologia* 58: 43-51.

Muller, C. H. 1940. Plant succession in the Larrea-Flourensia climax. *Ecology* 21:206-212.

Naveh, Z. 1967. Mediterranean ecosystem and vegetation types in California and Israel. *Ecology* 48: 455-459.

Odum, E. P. 1971. *Ecología*. Interamericana, México, Distrito Federal, México.

Owen, D. F., y R. G. Wiegert. 1981. Mutualism between grasses and grazers: an evolutionary Hypothesis. *Oikos* 36: 376-378.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75,

Parrish, J. A. D. y F. A. Bazzaz. 1976. Niche separation in roots of successional plants. *Ecology* 57: 1281-1288.

Parrish, J. a. D. y F. A. Bazzaz. 1982. Competitive interactions in plant communities of diferent successional ages. *Ecology* 63: 314-320.

Peet, R. K. y N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-148.

- Powell, P. W. 1977. La guerra chichimeca (1550-1600). Fondo de Cultura Económica, México, Distrito Federal, México.
- Putwain, P. D. y J. L. Harper. 1970. Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of Rumex acetosa L. and R. acetosella L. in grassland. Journal of Ecology 58: 251-264.
- Rabinowitz, D., J. K. Rapp, V. L. Sork, B. J. Rathcke, G. A. Reese y J. C. Weaver. 1981. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. Ecology 62: 49-56.
- Rzedowski, J. 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. Bios 1: 4-24.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, Distrito Federal, México.
- Sampson, A. W. 1952. Range management. Wiley, New York, New York, USA.
- Siegel, S. 1956. Non-parametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Shreve, f. 1929. Changes in desert vegetation. Ecology 10: 364-373.
- Shreve, F. 1942. The desert vegetation of North America. Botanical Review 8: 195-246.
- Simberloff, D. 1980. A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. Synthese 43: 3-39.

- Snaydon, R. W. 1981. The ecology of grazed pastures, Páginas 13-31 en F. H. W. Morley, editor. Grazing animal. World Animal Science B-1, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1979. Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume, Barcelona España.
- Sousa, W. P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non-equilibrium maintenance of species diversity. Ecology 60: 1225-1239.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie. 1981. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Stoddart, L. A., A. D. Smith y T. W. Box. 1975. Range management. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Summerhayes, V. S. 1941. The effects of voles (*Microtus agrestis*) on vegetation. Journal of Ecology 29: 14-48.
- Tansley, A. G. y R. S. Adamson. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex border. Journal of Ecology 13: 177-223.
- Tramer, E. J. 1975. The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. Ecology 56: 905-914.
- Vasek, F. C. 1980. Early stages in Mohave Desert shrub vegetation. Israel Journal of Botany 28: 133-148.

- Vasek, F. C. y L. J. Lund. 1980. Soil characteristics associates with a primary plant succession on a Mohave Desert dry lake. *Ecology* 61: 1013-1018.
- Webb, R. H. 1982. Off-road motorcycle effects on a desert soil. *Enviromental Conservation* 9: 197-207.
- Wells, P. V. 1961. Succession in desert vegetation on streets of a Nevada ghost town. *Science* 134: 670-671.
- Wells, P. V. 1966. Late Pleistocene vegetation and degree of pluvial climatic change in the Chihuahuan Desert. *Science* 153: 970-975.
- Werner, P. A. 1979. Competition and coexistence of similar species. Páginas 287-310 en O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson y P. H. Raven, editores. *Topics in plant populations biology*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Westoby, M. 1980. Elements of a theory of vegetation dynamics in arid rangelands. *Israel Journal of Botany*. 28: 169-174.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Mcmillan, New York, New York, USA.
- Wieland, N. K. y F. A. Bazzaz. 1975. Physiological ecology of three codominant successional annuals. *Ecology* 56: 681-688.
- Williams, O. B. 1981. Evolution of grazing systems. Páginas 1-12 en F. H. W. Morley, editor. *Grazing animals*. World Animal Science B-1, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

APENDICE

A-1. Especies presentes en el sitio de estudio.

Familia	Especie	Hábito
Aizoaceae	<u>Mollugo verticillata</u> L.	Añual
Amaranthaceae	<u>Amaranthus hybridus</u> L.	Añual
	<u>Gomphrena decumbens</u> Jacq.	Añual
	<u>Guilleminea densa</u> (Willd.) Moq.	Perenne
Amaryllidaceae	<u>Zephyrantes scissilis</u> Herb.	Perenne
Anacardiaceae	<u>Schinus molle</u> L.	Perenne
Asclepiadaceae	<u>Asclepias linaria</u> Cav.	Perenne
	<u>Matelea pilosa</u> (Benth.) Woods.	Perenne
Cactaceae	<u>Echinofossulocactus</u> sp.	Perenne
	<u>Ferocactus latispinus</u> Hawarth (B. & R.)	Perenne
	<u>Mammillaria magnanima</u> Hawarth	Perenne
	<u>Opuntia imbricata</u> (Haw.) D.C.	Perenne
	<u>O. joconostle</u> Weber	Perenne
	<u>O. leucotricha</u> De Candolle	Perenne
	<u>O. robusta</u> Wendland	Perenne
	<u>O. streptacantha</u> Lemaire	Perenne
Caryophyllaceae	<u>Cardionema ramosissima</u> (Weinm.) Nels. & Macbr.	Añual
	<u>Drymaria arenarioides</u> H. & B. ex. Roem. & Schult.	Añual
	<u>D. glandulosa</u> Bartling	Añual
	<u>D. af. glandulosa</u> Bartling	Añual

Chenopodiaceae

Chenopodium graveolens Lag. & Rodr. Anual

Commelinaceae

Commelina graminifolia H.B.K. Perenne

Gibasis linearis (Benth.) Rohw. Perenne

Tradescantia crassifolia Cav. Perenne

Compositae

Ageratum corymbosum Zucc. Perenne

Ambrosia confertiflora D.C. Perenne

Aphanostephus ramosissimus D.C. var. pachyrrizus
(Shinners) Birdsong Anual

Artemisia Klotzchiana Bess. Perenne

A. ludoviciana Nutt. Perenne

Bahia schaffneri S. Wats. Anual

Bidens ferulifolia (Jacq.) D.C. Anual

B. odorata Cav. Anual

Brichellia veronicaefolia H.B.K. Perenne

Conyza filaginoides (D.C.) Hieron Anual

C. sophiaefolia H.B.K. Anual

Dahlia coccinea Cav. Anual

Dyssodia paposa (Vent.) Hitchc. Anual

D. porophylla (Cav.) var. cancellata (Cass.) Anual

Galinsoga parviflora Cav. Anual

Heterosperma pinnatum A. Gray Anual

Parthenium bipinnatifidum (Ort.) Rollins Anual

Piqueria trinervia Cav. Anual

Sanvitalia procumbens Lam. Anual

Senecio douglasii var. longilobus (Benth.) L. Benson Perenne

Stevia micrantha Lag. Perenne

S. salicifolia (H.B.K.) Perenne

Tagetes micrantha Cav. Anual

T. tenuifolia Cav. Anual

Tridax balbisioides A. Gray Anual

T. coronopifolia (H.B.K.) Heml. Anual

Compositae (continuación)

<u>T. rosea</u> Sch. Bip.	Anual
<u>Trixis angustifolia</u> D.C.	Anual
<u>Verbesina oreophila</u> Rob. & Greenm.	Perenne
<u>Zaluzania triloba</u> (Ort.) Pers.	Anual
<u>Zinnia peruviana</u> (L.) L.	Anual

Convolvulaceae

<u>Dichondra argentea</u> H. & B.	Perenne
<u>Evolvulus alsinoides</u> Cav.	Perenne
<u>Ipomoea capillacea</u> (H.B.K.) G. Don.	Perenne
<u>I. heterophylla</u> Ort.	Perenne
<u>I. purpurea</u> (L.) Roth.	Perenne
<u>I. stans</u> Cav.	Perenne

Crassulaceae

<u>Echeveria</u> sp.	Perenne
----------------------	---------

Cruciferae

<u>Halimolobos parryi</u> (Hemsl.) Rollins	Anual
<u>Lepidium lasiocarpum</u> Nutt.	Anual

Cucurbitaceae

<u>Aphodanthera undulata</u> A. Gray	Perenne
--------------------------------------	---------

Cyperaceae

<u>Cyperus seslerioides</u> H.B.K.	Perenne
<u>C. spectabilis</u>	Perenne
<u>Eleocharis montevidensis</u> Kunth.	Perenne

Euphorbiaceae

<u>Acalypha neomexicana</u> Muell. Arg.	Anual
<u>A. phleoides</u> Cav.	Anual
<u>Euphorbia nutans</u> Lag.	Anual
<u>E. pilosula</u> Engelm. ex. Boiss.	Anual
<u>E. prostrata</u> Ait.	Anual
<u>E. radians</u> Benth.	Perenne
<u>Jatropha spathulata</u> (Ortega) Muell.	Perenne

Geraniaceae

Erodium cicutarium L. L'Herit. Anual

Gramineae

Aristida adscensionis Anual
A. divaricata Humb. & Bonpl. Perenne
Botriochloa barbinodis (Lag.) Herter var. barbinodis Perenne
Bouteloua barbata Lag. Anual
B. curtipendula (Michx.) Torr. Perenne
B. gracilis (H.B.K.) Lag. ex. Steud Perenne
B. simplex Lag. Anual
Bromus carinatus Hook. & Arn. Anual
Buchloe dactiloides (Nutt.) Engelm Perenne
Chloris virgata Swartz Anual
Eragrostis cilianensis (All.) Lutati Anual
E. pectinacea (Michx.) Torr. Anual
Leptochloa dubia (H.B.K.) Nees Perenne
Lycurus phleoides H.B.K. Perenne
Microchloa kunthii Desv. Perenne
Muhlenbergia microsperma (D.C.) Kunth. Anual
M. rigida (H.B.K.) Kunth. Perenne
Panicum hallii Vasey Anual
P. obtusum H.B.K. Perenne
Rynchelytrum repens (Willd.) Hubbard Perenne
Setaria geniculata (Lam.) Beauv. Perenne
S. grisebachii Fourn. Anual
S. macrostachya H.B.K. Perenne
Sporobolus atrovirens (H.B.K.) Kunth. Perenne
Traagus berteronianus Schultz Anual
Tripogon spicatus (Nees) Ekman Perenne

Hydrophyllaceae

Nama hispidum A. Gray Anual

Iridaceae

Nemastylis caerulescens Greenm. Perenne

Sisyrinchium bracteatum Greenm. Perenne

Krameriaceae.

Krameria lanceolata Torr. Perenne

Labiatae

Salvia hirsuta Jacq. Perenne

Stachys drummondii Benth. Anual

Leguminosae

Acacia farnesiana (L.) Willd. ex. Benth. Perenne

Acacia schaffneri (S. Wats.) Hermann Perenne

Calliandra eriophylla Benth. Perenne

Crotalaria pumila Ortega Anual

Dalea bicolor Humb. & Bonpl. Perenne

D. foliolosa (Ait.) Barneby Anual

Desmodium procumbens (Mill.) Hitchcock Anual

Eysenhardtia polystachya (Ort.) Sarg. Perenne

Macroptilium heterophyllum (Willd.) Mare & Baundet Perenne

Mimosa biuncifera Benth. Perenne

Prosopis laevigata (H. & B. ex. Willd.) Mc Schnst. Perenne

Liliaceae

Echeandia leptophylla Bentham. Perenne

Milla biflora Cav. Perenne

Yucca decipiens Trel. Perenne

Loasaceae

Mentzelia hispida Willd. Perenne

Loganiaceae

Buddleia scordioides H.B.K. Perenne

Malvaceae

Anoda cristata (L.) Schlecht Anual

Sphaeralcea angustifolia (Cav.) G. Don. Perenne

Martiniaceae

Proboscidea fragrans (Lindl.) Decaisne Anual

Nyctaginaceae

Mirabilis glabrifolia (Ort.) I. M. Johnston Perenne

Onagraceae	<u>Oenothera hartwegii</u> Benth.	Perenne
Oxalidaceae	<u>Oxalis corniculata</u> L. spp. <u>albicans</u> (H.B.K.) Lourt.	Perenne
	<u>O. divergens</u> Benth. ex. Lindley	Perenne
Plantaginaceae	<u>Plantago linearis</u> var. <u>mexicana</u> (Link.) Pilger	Perenne
Plumbaginaceae	<u>Plumbago pulchella</u> Boiss.	Perenne
Polemoniaceae	<u>Loeselia coerulea</u> (Cav.) G. Don.	Annual
Polygalaceae	<u>Polygala compacta</u> Rose	Annual
Poligonaceae	<u>Eriogonum wrightii</u> Torr. var. <u>wrightii</u>	Perenne
Polypodiaceae	<u>Notholaena sinuata</u> (Lag.) Kaulf.	Perenne
Portulacaceae	<u>Portulaca oleracea</u> L.	Perenne
	<u>P. pilosa</u> L.	Perenne
	<u>Talinopsis frutescens</u> A. Gray	Perenne
	<u>Talinum aurantiacum</u> Engelm.	Perenne
	<u>T. napiforme</u> D.C.	Perenne
Rubiaceae	<u>Bouvardia ternifolia</u> (Cav.) Schlecht.	Perenne
Sapindaceae	<u>Cardiospermum halicacabum</u> L.	Perenne
Scrophulariaceae	<u>Mecardonia vandellioides</u> (H.B.K.) Pennell	Annual

Solanaceae

<u>Physalis foetens</u> Poir.	Anual
<u>P. virginiana</u> Miller	Anual
<u>Solanum elaeagnifolium</u>	Perenne
<u>S. heterodoxum</u> Dunal	Anual
<u>S. politricon</u> Rydb.	Perenne

Umbelliferae

<u>Rhodosciadium montanum</u> (C. Cr.) M. & C.	Anual
--	-------

Vervenaceae

<u>Aloysia gratissima</u> (Gill. & Hook.) Troncoso	Perenne
<u>Priva mexicana</u> (L.) Pers.	Perenne
<u>Verbena canescens</u> H.B.K.	Anual
<u>V. af. canescens</u> H.B.K.	Anual
<u>V. ciliata</u> Benth.	Anual
<u>V. gracilis</u> Desv.	Anual

A-2. Densidad (número de individuos/m²) de especies presentes en los cuadrados testigo en condiciones de exclusión y pastoreo. En el caso de las gramíneas perennes (*), la densidad está expresada como número de tallos vegetativos y reproductivos /m².

Familia	Exclusión ($\bar{x} \pm 1 \text{ e.e.}$)	Pastoreo ($\bar{x} \pm 1 \text{ e.e.}$)
<u>Especie</u>		
Aizoaceae		
<u>Mollugo verticillata</u>	0.36 \pm 0.36	4.14 \pm 2.17
Amaranthaceae		
<u>Gomphrena decumbens</u>	0.36 \pm 0.51	0
<u>Guilleminia densa</u>	0.76 \pm 0.30	0.16 \pm 0.13
Cactaceae		
<u>Opuntia sp.</u>	0.96 \pm 0.56	0.36 \pm 0.19
Caryophyllaceae		
<u>Cardionema ramosissima</u>	0.24 \pm 0.15	0.40 \pm 0.21
<u>Drymaria af. glandulosa</u>	11.76 \pm 9.28	5.92 \pm 2.17
Commelinaceae		
<u>Commelina graminifolia</u>	0.04 \pm 0.04	0.12 \pm 0.07
<u>Tradescatia crassifolia</u>	0.96 \pm 0.50	0.60 \pm 0.40
Compositae		
<u>Aphanostephus ramosissimus</u>	0.32 \pm 0.32	0.12 \pm 0.12
<u>Bahia schaffneri</u>	4.60 \pm 1.24	6.28 \pm 1.86
<u>Dysnodia papposa</u>	0.12 \pm 0.12	0.04 \pm 0.04
<u>Galinsoga parviflora</u>	0.04 \pm 0.04	0.04 \pm 0.04
<u>Heterosperma pinnatum</u>	4.04 \pm 1.44	2.16 \pm 0.45
<u>Piqueria trinerva</u>	0	0.04 \pm 0.04
<u>Sarvitalia procumbens</u>	0.64 \pm 0.26	0.56 \pm 0.23
<u>Stegia micrantha</u>	0.04 \pm 0.04	0
<u>Tagetes micrantha</u>	0	0.24 \pm 0.13
<u>Tagetes tenuifolia</u>	0	0.04 \pm 0.04
<u>Tridax albistoides</u>	1.20 \pm 0.53	0.92 \pm 0.38

	<u>Exclusión</u>	<u>Pastoreo</u>
<u>Compositae (continuación)</u>		
<u>Tridax coronopifolia</u>	0.40 <u>+</u> 0.22	0.24 <u>+</u> 0.09
<u>Zinnia peruviana</u>	0	0.08 <u>+</u> 0.08
<u>Convolvulaceae</u>		
<u>Dichondra argentea</u>	0	0.28 <u>+</u> 0.28
<u>Evolvulus alsinoides</u>	5.52 <u>+</u> 1.92	9.72 <u>+</u> 3.01
<u>Ipomoea capillacea</u>	0.76 <u>+</u> 0.30	0.08 <u>+</u> 0.08
<u>Cruciferae</u>		
<u>Lepidium lasiocarpum</u>	0.08 <u>+</u> 0.08	0
<u>Cyperaceae</u>		
<u>Cyperus seslerioides</u>	3.12 <u>+</u> 1.68	5.32 <u>+</u> 2.28
<u>Cyperus spectabilis</u>	0.56 <u>+</u> 0.34	4.52 <u>+</u> 2.26
<u>Euphorbiaceae</u>		
<u>Euphorbia spp.</u>	1.80 <u>+</u> 0.61	6.84 <u>+</u> 1.58
<u>Jatropha spathulata</u>	4.24 <u>+</u> 1.44	12.68 <u>+</u> 4.48
<u>Geraniaceae</u>		
<u>Erodium cicutarium</u>	0.56 <u>+</u> 0.52	2.92 <u>+</u> 1.80
<u>Gramineae</u>		
<u>Aristida adscensionis</u>	0.68 <u>+</u> 0.23	0.92 <u>+</u> 0.43
<u>Bouteloua gracilis</u> *	862.40 <u>+</u> 88.20	170.08 <u>+</u> 65.13
<u>Bouteloua simplex</u>	0.04 <u>+</u> 0.04	13.35 <u>+</u> 3.37
<u>Eragrostis pectinacea</u>	1.60 <u>+</u> 1.05	1.48 <u>+</u> 0.66
<u>Leptochloa dubia</u> *	9.88 <u>+</u> 6.75	58.68 <u>+</u> 16.83
<u>Microchloa kunthii</u> *	202.72 <u>+</u> 58.38	457.32 <u>+</u> 193.95
<u>Muhlenbergia microsperma</u>	0.04 <u>+</u> 0.04	0
<u>Setaria geniculata</u> *	26.52 <u>+</u> 16.51	0.52 <u>+</u> 0.32
<u>Sporobolus atrovirens</u> *	11.48 <u>+</u> 6.94	0.04 <u>+</u> 0.04
<u>Hydrophyllaceae</u>		
<u>Nama hispidum</u>	10.72 <u>+</u> 4.13	5.24 <u>+</u> 2.20
<u>Iridaceae</u>		
<u>Nemastylis caerulea</u>	0	0.16 <u>+</u> 0.11

	Exclusión	Pastoreo
Leguminosae		
<u>Crotalaria pumila</u>	3.56 ± 0.99	2.52 ± 0.88
<u>Dalea bicolor</u>	0.44 ± 0.13	1.36 ± 0.37
<u>Dalea foliolosa</u>	13.04 ± 3.33	1.76 ± 0.52
<u>Desmodium procumbens</u>	0.64 ± 0.22	1.44 ± 0.39
<u>Macroptilium heterophyllum</u>	0.36 ± 0.22	0.20 ± 0.08
Liliaceae		
<u>Milla biflora</u>	0.36 ± 0.20	0.28 ± 0.12
Loasaceae		
<u>Mentzelia hispida</u>	0	0.28 ± 0.24
Loganiaceae		
<u>Buddleia scordioides</u>	0.04 ± 0.04	0
Malvaceae		
<u>Ancella cristata</u>	0.04 ± 0.04	0.08 ± 0.06
Oxalidaceae		
<u>Oxalis divergens</u>	28.60 ± 10.72	4.56 ± 2.24
Plantaginaceae		
<u>Plantago linearis</u>	0.04 ± 0.04	0.76 ± 0.35
Polemoniaceae		
<u>Loeselina coerulea</u>	0.56 ± 0.37	0.32 ± 0.18
Portulacaceae		
<u>Portulaca oleracea</u>	0.08 ± 0.08	0.76 ± 0.30
<u>Portulaca pilosa</u>	3.08 ± 1.63	0.40 ± 0.25
<u>Talinopsis frutescens</u>	2.88 ± 0.97	1.20 ± 0.38
<u>Talinum aurantiacum</u>	0.28 ± 0.15	0.48 ± 0.22
<u>Talinum napiforme</u>	1.00 ± 0.41	0.16 ± 0.11
Rubiaceae		
<u>Bouvardia ternifolia</u>	0.44 ± 0.25	0.68 ± 0.32
Scrophulariaceae		
<u>Mecardonia vandellioides</u>	3.76 ± 2.18	0.16 ± 0.10

	<u>Exclusión</u>	<u>Pastoreo</u>
Solanaceae		
<u>Solanum heterodoxum</u>	0	0.16 ± 0.10
<u>Solanum politricon</u>	0.84 ± 0.56	1.92 ± 1.11
Verbenaceae		
<u>Priva mexicana</u>	1.08 ± 0.66	0.16 ± 0.12
<u>Verbena spp.</u>	0.08 ± 0.06	0.32 ± 0.24