



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

ESTABLECIMIENTO DE *Lupinus elegans*
KUNTH Y SU USO PARA LA RESTAURACIÓN
ECOLÓGICA DE BOSQUES TEMPLADOS DE
MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL: RESTAURACIÓN
ECOLÓGICA)**

P R E S E N T A

BERENICE DÍAZ RODRÍGUEZ

TUTOR: Dr. ROBERTO ANTONIO LINDIG-CISNEROS

COMITÉ TUTOR: Dra. EK DEL VAL DE GORTARI
Dr. CARLOS MARTORELL DELGADO



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.



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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **DÍAZ RODRÍGUEZ BERENICE** con número de cuenta **99078045** con la tesis titulada **"Establecimiento de *Lupinus elegans* Kunth y su uso para la restauración ecológica de bosques templados de México"**, realizada bajo la dirección del **DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**:

Presidente: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Vocal: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Secretario: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
Suplente: DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ
Suplente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por haber aceptado mi aplicación a su programa, lo que me permitió crecer tanto profesional como personalmente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada durante la realización de mi proyecto de maestría (número de registro: 220283).

A la Fundación Packard por el apoyo financiero para los trabajos de campo y materiales requeridos durante la realización de mi proyecto de maestría.

A los miembros de mi Comité Tutorial; a la Dra. Ek del Val de Gortari y al Dr. Carlos Martorell Delgado, por todos sus excelentes comentarios y asesoría durante la realización de mi proyecto y la revisión final de mi tesis. También quiero agradecer a los miembros del Jurado; a la Dra Consuelo Bonfil Sanders y al Dr. Horacio Paz Hernández, por la revisión final de mi tesis, sin duda, todos sus comentarios y sugerencias fueron muy útiles para mejorar el documento.

A la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, por todas las facilidades para la realización del trabajo de campo. Espero que la información generada durante este proyecto, les sea útil para enriquecer su plan de manejo forestal.

Especialmente quiero agradecer a mi asesor de maestría, el Dr. Roberto Lindig Cisneros, por su confianza y porque siempre estuvo disponible para apoyarme en la realización del proyecto.

A Luz María Aranda V. y a Georgina García Méndez, de la maestría de Restauración Ecológica por su disponibilidad y apoyo en todas las cuestiones administrativas durante la realización de este proyecto. Gracias por todas las palabras de aliento.

A los estudiantes del laboratorio de Ecología de Restauración (CIEco), especialmente a la M. en. C. Mariela Gómez Romero, a la Biol. Adriana Corona y al Dr. José Arnulfo Blanco García, porque han sido parte fundamental para la realización de este proyecto, sobre todo en el trabajo de campo.

Personales:

Roberto, sin duda no hay palabras para agradecerte todo el apoyo. Gracias por devolverme la confianza en los momentos en los que creí haberla perdido. Toda mi admiración y respeto para ti. Ek y Carlos, les agradezco que hayan siempre tenido la disponibilidad para responder mis dudas, para comentar aspectos de mi proyecto y de mi tesis. Por alentarme a seguir adelante.

Rodrigo, sin tu amor, apoyo, comprensión, paciencia y (claro!!!) tus excelentes comentarios sobre mi proyecto, no lo hubiera logrado. Eres el motor que me hace seguir adelante. Muchas gracias por creer en mí y apoyarme sin condición en todos mis planes, aunque eso implique muchos sacrificios. Te amo!!!!

Raúl, Mary Cruz, Ale y mis niños preciosos (Vale y Diego), gracias por estar siempre conmigo y festejar todas mis decisiones. Regresar al hogar siempre te devuelve el alma al cuerpo, y gracias a este proyecto de vida, pude darme cuenta de eso. Vale y Diego, gracias por ser mi mejor entretenimiento, por tener siempre una sonrisa y un beso para mí. Los amo!!!

Lupita, Lore y Martha Zarazua, gracias por brindarme, más que un lugar en donde quedarme en Morelia, una familia que está ahí al pie del cañón, apoyándome en todos los sentidos. Gracias por todas las salidas, por los consejos, por la hospitalidad, por la diversión, por hacer que me enamorara de Morelia...las quiero mucho!!!!

Marielita, Chino, Adriana, Janneth, Oscar, Esteban, Wilber, Jesus, Enrique, y todos los demás chicos del laboratorio: mil gracias por haberme acogido tan bien, por hacerme sentir parte de un grupo de trabajo. Sin duda llegué para trabajar y conseguí grandes amigos. Los quiero chicos!!!!

Ile y Mariana, como siempre, les agradezco su amistad incondicional, por ser las mejores consejeras en todos los sentidos, por apoyarme en todas las decisiones que he tomado. Las adoro chicas!!!! Memo, Euges, Ferita, Almita y Dany gracias por todo su apoyo, porque siempre que nos vemos, aunque sean pocas veces, siempre recibo un gran abrazo y un beso de su parte. Los quiero.

Mau, Daniel e Issac son muchos años de estar juntos, y han pasado muchas cosas, pero insisten en tener a esta amiga loca, así que no me queda más que agradecer su amistad incondicional, y porque también fueron mi salida en los momentos de mucho estrés. Los amo!!!!

Y a todos los que de alguna u otra forma contribuyeron en la realización de este proyecto académico y de vida....muchas muchas gracias!!!!

Para Rodrigo.

Esta tesis es producto del trabajo y el amor de los dos.

Gracias por seguir tomando mi mano en este largo y sinuoso camino.

ÍNDICE

Resumen	IX
Abstract	XI
Introducción	1
Capítulo 1. Determinación del micrositio de establecimiento de <i>Lupinus elegans</i> Kunth, una especie con potencial de facilitación para la restauración ecológica de bosques templados de México	5
• Introducción	5
• Método	
➤ Sitio de estudio y distribución natural de la especie	8
➤ Diseño experimental	9
➤ Análisis estadístico	10
• Resultados	11
➤ Análisis de árbol de clasificación	12
▪ Septiembre de 2008 a marzo de 2009 (antes de herbivoría)	12
▪ Marzo a junio de 2009 (después de la herbivoría)	13
▪ Condiciones en las que se presenta la mortalidad de <i>Lupinus elegans</i> por <i>Zygoeomys trichopus</i> (tuza de Nahuatzen)	16
• Discusión y conclusiones	19
➤ Implicaciones en la restauración ecológica	22
Capítulo 2. Comparación de la diversidad vegetal de sitios restaurados y plantaciones forestales en bosques de coníferas: ¿se alcanza la equivalencia en la estructura de la comunidad?	24
• Introducción	25
• Método	
➤ Descripción del sitio de estudio	28
➤ Diseño experimental	28
➤ Análisis estadísticos	30
• Resultados	31
• Discusión y conclusiones	37
Conclusiones Generales	42
Bibliografía	44
ANEXO 1. Listado florísticos de la localidad de San Nicolás en la Comunidad Indígena de San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México	54

LISTADO DE FIGURAS Y TABLAS

Capítulo 1

Figuras:

1. Frecuencia en la que se presentaron las orientaciones en las parcelas sembradas con *L. elegans* en las cuatro zonas.
2. Gráfica de supervivencia de plántulas de *L. elegans* en las zonas de estudio. Se observan dos procesos fundamentales, la época de heladas y la herbivoría por tuza Nahuatzen.
3. Árbol de clasificación de las variables que explican el establecimiento de plántulas de *Lupinus elegans* durante la primera época de crecimiento (2008-2009).
4. Árbol de clasificación de los datos para el establecimiento de plántulas de *Lupinus elegans* después de la herbivoría por *Zygoeomys trichopus* (2009). Los grupos RA y S-SW_SW-W se forman a partir de la primera división de los datos dada por la orientación. Los subgrupos L, M, H se forman a partir de la subdivisión del grupo RA, de acuerdo a diferentes rangos de densidad de suelo. Los subgrupos LVC y HVC se forman de la subdivisión de los datos del grupo S-SW_SW-W de acuerdo a la cobertura vegetal.
5. Gráficas de caja que muestran la mediana, los cuartiles (inferior y superior) y el rango intercuartil (1.5 veces) de la densidad de individuos de *L. elegans* en los grupos S-SW_SW-W y RA (A), en los subgrupos L, M y H (B), y en los subgrupos LVC y HVC (C).
6. Árbol de clasificación de las variables que favorecen la mortalidad por herbivoría de *Zygoeomys trichopus* (2009). Los grupos LSD y HSD se forman por la densidad del suelo; los subgrupos SS e IS se forman de acuerdo a la pendiente. Los subgrupos VSS y IS2 se forman por la pendiente; el subgrupo IS2 se subdivide en los subgrupos BF y TR por la orientación y finalmente del subgrupo BF se forman los subgrupos LD y HD por la densidad del suelo.
7. Gráficas de caja que muestran la mediana, los cuartiles (inferior y superior) y el rango intercuartil (1.5 veces) de la mortalidad por herbivoría de *Z. trichopus* en los subgrupos de densidad de suelo LSD y HSD (A); en los de pendiente SS e IS (B); en los de pendiente VSS e IS2 (C); en los de orientación BF y TR (D), y en los de densidad del suelo LD y HD (E).

Tablas:

1. Número de individuos de *L. elegans* establecidos durante cuatro periodos de tiempo en cada una de las zonas de estudio.

Capítulo 2

Figuras:

1. Ubicación geográfica de los sitios dentro del área de estudio. Plantaciones de 20 años (P20), 12 años (P12), 10 años (P10), 8 años (P8), 6 años (P6), 5 años (P5), 4 años (P4), sitio de restauración (R), y cultivo abandonado (C). Modificada de Google Earth, 2010.
2. Comparación de los promedios estimados, obtenidos a partir de las curvas de rarefacción (Sobs (Mao Tau), Sobs 95% límite superior y Sobs 95% límite inferior); plantaciones de 4 (P4), 5 (P5), 6 (P6), 8 (P8), 10 (10), 12 (P12) y 20 años (P20); sitio de restauración (R), cultivo abandonado (C), Bosque de *Abies religiosa* (Ar) y bosque de *Pinus sp.-Quercus sp.* (PQ).
3. Clasificación de especies encontradas en los sitios estudiados. Especies clasificadas en los sistemas de referencia de acuerdo con Medina *et al.*, 2000; Calderón y Rzedowski, 2001.
4. Clasificación de especies por forma de vida para evaluar la similitud en términos de estratos de la comunidad. A) Frecuencia absoluta de las formas de vida en cada sitio de estudio. B) comparación de los sitios respecto al número de especies de hierbas y arbustos. C) Comparación de los sitios respecto al número de especies de arbustos y árboles.
5. Dendograma de análisis de agrupamiento por el método jerárquico utilizando el índice de Jaccard para la comparación de los sitios evaluados.
6. Análisis de componentes principales de los sitios evaluados utilizando PC1, PC2 y PC3 (A); PC1 y PC2 (B); PC2 y PC3 (C); PC3 y PC1 (D). Los tres componentes se obtuvieron a partir de la base de datos de abundancias.
7. Análisis de Mantel para relacionar la distancia ecológica (1-similitud) y la distancia geográfica, para los sitios evaluado considerando sólo a las especies que se presentaron en al menos 4 puntos de muestreo de los sistemas de referencia Ar (A) y PQ (B).

RESUMEN

En las últimas cuatro décadas el desarrollo urbano-industrial, la implementación de programas agropecuarios, la tala ilegal e incendios forestales y los conflictos agrarios han provocado el deterioro de los ecosistemas naturales de México. Lo anterior ha llevado a la implementación de estrategias enfocadas en la mejora de los sistemas deteriorados con el objetivo de incrementar su calidad ambiental. La ecología de restauración se ha enfocado en esta tarea, por medio de la restauración ecológica, definida como el proceso mediante el cual se recuperará un ecosistema previamente degradado, dañado o destruido, con la intención de aproximarse a las condiciones existentes en el ecosistema original. Sin embargo, es difícil regresar a las condiciones originales del ecosistema, ya que muchas veces no es claro cuáles son éstas, aún contando con adecuados sistemas de referencia; por lo que el objetivo de la restauración es llegar a condiciones similares a las que se consideran originales, buscando principalmente recuperar la resiliencia del sistema. En el presente trabajo se aplican teorías y conceptos ecológicos en sitios naturales sin condiciones controladas, como son la limitación de micrositios de establecimiento y la facilitación, con la finalidad de evaluar las condiciones adecuadas para establecer una técnica de restauración y el resultado de la misma en condiciones de campo. La especie que se usó como modelo fue *Lupinus elegans*, arbusto de la familia Fabaceae que se encuentra de forma natural en los bosques templados de México que presentan algún grado de disturbio. El sitio de estudio fue la localidad San Nicolás en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. El primer experimento consistió en sembrar la misma densidad de semillas en 1 m² en cuatro zonas diferentes (12 parcelas por zona, total: 48 parcelas). Se tomaron datos del número de plántulas e individuos jóvenes establecidos a los 3, 7, 9 y 12 meses. Se obtuvieron datos de pendiente, densidad del suelo, orientación y cobertura vegetal de cada parcela. Se evaluó la supervivencia, encontrando que la herbivoría por *Zygoeomys trichopus* (tuza de Nahuatzen) disminuyó en un 40% la población entre los 3 y 7 meses de edad. Se realizaron análisis de clasificación con la finalidad de definir qué variables explicaban el establecimiento de *L. elegans* (antes y después de la herbivoría) y la mortalidad por herbivoría. Se encontró que las orientaciones S-SW y SW-W, la densidad del suelo > 0.80 g/cm³, la cobertura vegetal <110% y pendientes >11.5°, favorecen el establecimiento de *L. elegans* y minimizan la mortalidad por herbivoría de la tuza de Nahuatzen. En el segundo experimento se compararon 7 plantaciones forestales de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrabus* con edades de 4 hasta 20 años, y un sitio en proceso de restauración con edad de 5 años, en el que se utilizó *Lupinus elegans* para facilitar el establecimiento de especies vegetales. Las plantaciones y el área en restauración se compararon con dos sistemas de referencia. Se evaluó la diversidad vegetal en un campo de cultivo abandonado considerado como la condición inicial los sitios evaluados. Se realizaron análisis de rarefacción para evaluar la diversidad en los diferentes sitios, así como análisis de agrupamiento (cluster analysis) para conocer la similitud entre los sitios estudiados y evaluar su equivalencia estructural. También se hicieron pruebas de Mantel, para conocer la relación entre la distancia espacial y la similitud de los sitios. Se registraron en total 142 especies en todos los sitios, de las cuales se presentaron 30- 40% en las plantaciones, y en el sitio de restauración 60%, cifra más cercana a la riqueza presente en los sistemas de referencia (45-70%). El cluster analysis dividió los datos en tres grupos con base en la composición de especies; resalta que la plantación de 20 años y los remanentes de bosque son similares estructuralmente en un 25%, el sitio de restauración y la plantación de 12 años en un 40% y el resto de las plantaciones formaron un solo grupo con valores

de entre 30 y 60%. El análisis de componentes principales mostró que el bosque de oyamel es muy diferente al resto de los sitios, mientras que las plantaciones de 20 y 12 años y el bosque de Pino-Encino son más cercanos estructuralmente; el sitio de restauración es diferente a todos los demás. La correlación entre la distancia espacial y la similitud sólo ocurre con el bosque de Oyamel ($r=0.47$; $P=0.01$), que representa el sistema de referencia más grande. Estos resultados indican que la restauración está acelerando la sucesión natural en tiempo, pero en términos de equivalencia estructural se obtiene una mezcla de especies de malezas y nativas que al parecer son resultado del pasado histórico del sitio, y la presencia de *L. elegans*.

ABSTRACT

Over the last four decades, urban and industrial development, farming programs implementation, illegal logging, burned down forests and agricultural conflicts have prompted Mexico's ecosystems deterioration. The aforementioned has led to the implementation of strategies directed toward the improvement of deteriorated systems, in order to increase environmental quality. Restoration ecology tries to achieve this goal by means of ecological restoration, a term meaning the process by which a deteriorated or damaged ecosystem is recovered, trying to approach to its natural state. Nevertheless, recovering to a natural state is unlikely because there is uncertainty on which are the original features of the ecosystem, even though relying on suitable reference ecosystems to compare with. That is why ecological restoration's goal is trying to approach to the same features considered natural, yet more important is to attain a resilient system. The current work deals with the use of ecological theories and concepts, like safe-sites limitation and the mechanism of facilitation, in natural sites where there are no variables under control, in order to find out the requirements to establish a restoration technique and its results during field work. The experimental design was based on *Lupinus elegans* (Fabaceae), a legume shrub-type species found in Mexico's disturbed temperate forests. The study site was the locality of San Nicolás in the Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. During the first experiment, seeds were sown in four areas (12 plots per area, with a total of 48 plots) keeping the same density in each area. Data about the total number of seedlings and established young plants was recorded at the 3rd, 7th, 9th and 12th month. Information about slope, soil density, orientation and plant cover for each plot was also recorded. Species survival was estimated. Results showed that herbivory by *Zygoeomys trichopus* (Tuza de Nahuatzen) reduced *L. elegans* population (between 3 and 7 months old) by 40%. Classification tree analysis was performed to define which variables explain the establishment of *L. elegans* (before and after herbivory) and mortality as a result of herbivory. Results showed that S-SW and SW-W aspects; soil density $> 0.8047 \text{ g/cm}^3$; plant cover $< 110\%$; and slope $> 11.5^\circ$ were favorable for *L. elegans* establishment and reduced mortality by herbivory. During the second experiment we carried out a comparison between 7 forest plantations of *Pinus montezumae* and *P. pseudostrobus*, ranging between 4 and 20 years, and a location in process of restoration (5 years) in which *L. elegans* was used to facilitate the establishment of plant species. Plantations and the restoration area were compared with two reference systems. Plant diversity was evaluated in an abandoned crop field which was regarded as the initial state for the study sites. Rarefaction analysis was used to assess diversity along the studied sites and cluster analysis was used to distinguish similarity between sites and evaluate structural equivalence. Mantel test was carried out to find the relation between distance and similarity between sites. 142 different species were recorded during this study, from which 30 to 40% were found in plantations and about 60% in the restoration area, a result that approaches to the richness seen in the reference systems (45 to 70%). Hierarchical cluster analysis splits data in three groups, based on species composition, and shows that the 20 year old plantation and the forest remnants are 25% structurally similar to each other; the restoration area and the 12 year old plantation are 40% structurally similar; and that the remainder plantations form a unique group with 30 to 60% structural similarity. Principal component analysis shows that the *Abies* forest is completely different from the other sites, meanwhile the 12 and 20 year old

plantations and the Oak-Pine forest are structurally closer to each other and the restoration site is different from the others. Correlation between distance and similarity is just found with the *Abies* forest ($r=0.47$; $p=0.01$), which is the biggest reference system. These results suggest that restoration is accelerating ecological succession, but in terms of structural equivalence, a mixture of weeds and native plants is obtained, maybe as a result of the site's history and the legume's effects.

INTRODUCCIÓN

El manejo de ecosistemas engloba una serie de estrategias llevadas a cabo desde que el hombre tiene la capacidad de manipular el ambiente que lo rodea. Desde entonces hasta la fecha, se han incorporado nuevas estrategias que van de la mano con el desarrollo de la sociedad y los impactos que éste conlleva (Luken, 1990; Hobbs y Harris, 2001; Sarr *et al.*, 2004; Carabias *et al.*, 2007). Aún cuando la intención sea benéfica, mucho del manejo realizado en los ecosistemas ha provocado daños en el ambiente, incrementando el deterioro ambiental conforme avanza el desarrollo de las sociedades (Woodwell, 1994; Hobbs y Harris, 2001; Sarr *et al.*, 2004).

Es por esto que surge la necesidad de implementar un conjunto de estrategias que tengan, entre otros fines, la recuperación de las funciones de los ecosistemas: la restauración ecológica. La restauración intenta recuperar los procesos ecosistémicos de ambientes degradados por algún acontecimiento antropogénico o natural (Young, 2000; Cooke y Jonson, 2002; Sarr *et al.*, 2004; SER, 2004; Rodríguez-Trejo, 2006), lo que resulta difícil, ya que muchas veces no es claro cuáles eran éstos, aún contando con sistemas de referencia adecuados; por lo que el objetivo de la restauración es llegar a condiciones similares a las originales (Young, 2000; Rodríguez-Trejo, 2006).

Los ecosistemas se han definido como sistemas funcionales estructurados jerárquicamente, formados por almacenes y flujos de energía que se manifiestan en distintas escalas temporales y espaciales y, por procesos homeostáticos, mantienen un equilibrio funcional que les permite hacer frente a las perturbaciones (Pickett *et al.*, 1989; Begon *et al.*, 1994; Hobbs y Norton, 1996; SER, 2004; García-Oliva, 2005; Clewell y Aronson, 2007). Sin embargo durante el desarrollo de la ecología de restauración, en la construcción de marcos teóricos y conceptuales propios, se ha observado que en los ecosistemas perturbados ocurren eventos mucho más complejos de estudiar y entender. En esta disciplina se concibe a los ecosistemas como sistemas abiertos, que se regulan por procesos que van más allá de sus límites, exhiben múltiples equilibrios y puntos finales, tienen sucesiones múltiples y están sujetos a disturbios naturales y antropogénicos (Pickett y Palmer, 1994; Hobbs y Norton, 1996; Suding *et al.*, 2004; Grant, 2006). En la restauración de un ecosistema se deben considerar estos estados múltiples de equilibrio y con base en ellos plantear las metas de la restauración. Es importante que en el plan de restauración se establezca a qué escala se

trabajarán, porque de ello dependerán las teorías aplicables desde la ecología y la ecología de restauración (Palmer *et al.*, 1997).

Otro aspecto importante es determinar qué atributos del ecosistema servirán como indicadores para monitorear el proceso de restauración (Hobbs y Norton 1996; Hobbs y Harris, 2001; Vega, 2005). Estos atributos, que pueden ser estructurales o funcionales, deben ser identificados primero en los ecosistemas de referencia. En ecología de restauración generalmente se han utilizado atributos funcionales para definir a los sistemas de referencia, y evaluar el progreso de los proyectos de restauración, asumiendo que existe una relación directa y proporcional entre las funciones y la estructura de los ecosistemas. Por ejemplo, en la recuperación de un ecosistema degradado, al aumentar la riqueza de especies (atributo estructural) que implica un aumento en la biomasa, se asume que aumentará la productividad del sitio (atributo funcional) (Bradshaw, 1984; Cortina *et al.*, 2006), lo que eventualmente llevará a la equivalencia funcional, punto en cual se dice que se ha logrado el objetivo principal de la restauración (Bradshaw, 1984; Zedler y Lindig-Cisneros, 2000; SER, 2004; Cortina *et al.*, 2006).

No obstante, se ha observado que esta relación no es directa ni proporcional y que por lo tanto la función y la estructura no necesariamente se reflejan entre sí, aún cuando es evidente que existe una relación entre ellas (Ostfeld y LoGiudice, 2003; Smith y Knapp, 2003; Cortina *et al.*, 2006; Sutton-Grier *et al.*, 2010). Además, es difícil medir la equivalencia funcional ya que deben conocerse las funciones relevantes para un ecosistema dado, considerando que las funciones son procesos que ocurren a través del tiempo y que los sistemas de referencia han pasado por diferentes estados y procesos a lo largo de su historia para llegar a tal complejidad ecológica (White y Walker, 1997). Por ello se deben realizar evaluaciones en diferentes periodos en los sistemas de referencia y en los sitios restaurados (Zedler y Lindig-Cisneros, 2000). Aún cuando la estructura del ecosistema también es el resultado de un proceso (sucesión vegetal), se puede evaluar como una condición puntual en el tiempo (Zedler y Lindig-Cisneros, 2000), por medio de atributos cuantitativos como la composición y riqueza de especies, su abundancia y distribución, y la organización de especies por estratos (Palmer *et al.*, 1997; Zedler y Lindig-Cisneros, 2000; Cortina *et al.*, 2006; Menninger y Palmer, 2006; Sutton-Grier *et al.*, 2010), lo que puede ser una forma más sencilla de elegir a los sistemas de referencia y evaluar posteriormente los proyectos de restauración.

Por otro lado, en las actividades tradicionales de reforestación (considerada como una estrategia de la restauración ecológica), se han utilizado principalmente especies arbóreas, las cuales a menudo tienen una importancia socio-económica. Sin embargo, con frecuencia se registra una baja

supervivencia de las plántulas de árboles a causa de condiciones ambientales adversas, por lo que no se logra el objetivo principal que es aumentar la cobertura arbórea (King y Keeland, 1999; Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004). Además, en las plantaciones forestales en las que se utiliza solo una o dos especies arbóreas, se corre el riesgo de que se conviertan en monocultivos con poca diversidad de especies asociadas, ya que aún cuando se logre establecer una cobertura arbórea, no se asegura un aumento en la riqueza y composición de especies (Allen, 1997; Hubell, 2006). Allen (1997) menciona que aunque los sitios reforestados llegaran a ser en el largo plazo sitios con alta diversidad, podrían establecerse estrategias más baratas y eficientes desde el inicio, con la finalidad de obtener bosques con mayor diversidad y con apariencia más natural. Entre dichas estrategias se encuentra el uso de especies vegetales que facilitan el establecimiento de otras en sitios con algún grado de disturbio. La facilitación es un proceso por el cual una planta aporta a otra las condiciones necesarias para su establecimiento, esto es, protección a posibles herbívoros y competidores, mitigación de los efectos causados por condiciones ambientales extremas, suministro de mayor cantidad de nutrientes, o aumento de humedad y sombra (Connell y Slatyer, 1977; Ashton *et al.*, 1997; Parrota *et al.*, 1997; Carrillo-García *et al.*, 1999; Young *et al.*, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007; Bruno *et al.*, 2007; Brooker *et al.*, 2008).

Las leguminosas han sido utilizadas como especies facilitadoras en varios proyectos de restauración ecológica debido a que algunas son plantas fijadoras de nitrógeno en el suelo, lo que les permite ser buenas colonizadoras de sitios perturbados e incrementar el contenido de nitrógeno disponible en el suelo, favoreciendo el establecimiento de otras plantas, que recibirán mayor cantidad de nutrientes, especialmente nitrógeno, y bajo su dosel habrá mayor humedad, menor radiación solar y temperaturas más bajas, que en los sitios abiertos (Bradshaw *et al.*, 1982; Bradshaw, 1984; Cruz-Cisneros y Valdés, 1991; Ashton *et al.*, 1997; Carrillo-García *et al.*, 1999; Monroy-Ata *et al.*, 2007). Esto puede acelerar el proceso natural de sucesión, uno de los objetivos de la restauración ecológica (Luken, 1990; Callaway *et al.*, 1996; Ashton *et al.*, 1997; Holl, 1999).

Por lo tanto, es importante definir cuáles son las limitaciones de establecimiento de las especies facilitadoras, ya que de ellas dependerá en gran medida, el que se consigan los objetivos del proyecto de restauración. El establecimiento de las plántulas es esencial para las poblaciones de especies vegetales, y este depende tanto de las características propias de las semillas como de factores externos, el conjunto de dichas características se ha definido como micrositios de establecimiento o sitios seguros (Harper *et al.*, 1965; Harper y Benton, 1966; Titus y Del Moral, 1998; Zobel *et al.*, 2000; Chad y Del Moral, 2005). En muchos casos, la distribución de las especies vegetales está determinada en buena medida por la disponibilidad de micrositios de

establecimiento (Münzbergová y Herben, 2005), y las modificaciones de las condiciones ambientales pueden limitar dicha disponibilidad. El disturbio y su intensidad, las interacciones bióticas y abióticas se han definido como las principales causas de limitación de micrositios (Eriksson y Ehrlén, 1992; Holl, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000; Zobel *et al.*, 2000).

La mayoría de los estudios sobre los sitios seguros se han enfocado en definir sus características, determinantes en el establecimiento de las plántulas (Harper *et al.*, 1965; Harper y Benton, 1966; Titus y del Moral, 1998; Holl, 1999; Germino *et al.*, 2002; Jones y del Moral, 2005). Sin embargo, es importante considerar otros factores que actúan a escalas mayores, ya que éstos afectan directamente las variaciones en las condiciones ambientales y en los procesos bióticos que ocurren a escalas menores (Germino *et al.*, 2002). Tal es el caso de la orientación de las laderas, la pendiente del terreno, la densidad del suelo, la cobertura vegetal y la herbivoría.

La especie que se usó como modelo de estudio en el presente trabajo fue *Lupinus elegans*, una leguminosa arbustiva que se encuentra en sitios perturbados de bosque de pino o pino-encino en México, especialmente en campos de cultivo abandonados (Sánchez, 1980; Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). Se ha utilizado en programas de restauración ecológica y agroforestal debido a que es tolerante a condiciones de estrés y a que es fijadora de nitrógeno (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). En el área de estudio ya ha sido utilizada (Comunidad Indígena de San Juan Parangaricutiro, Michoacán) en un programa de restauración y aprovechamiento sustentable de los recursos del sitio. En estudios previos se encontró que en un campo de cultivo abandonado con remanentes de bosques de pino-encino, *L. elegans* enriqueció el suelo permitiendo el establecimiento de 66 especies de plantas vasculares nativas del área, lo que representa un aumento notable en la biodiversidad del sitio (Blanco-García, 2010).

Con estos antecedentes, el objetivo general del proyecto fue determinar las condiciones de establecimiento de *L. elegans*, y evaluar su utilización para favorecer la restauración de bosques templados, en comparación con las reforestaciones de pino. Los objetivos particulares fueron: a) determinar las condiciones de micrositio de establecimiento de *L. elegans*; b) evaluar y comparar la equivalencia estructural a través de la riqueza y composición de especies vegetales en plantaciones de pino de diferentes edades y en un sitio en proceso de restauración ecológica, en donde se utilizó *L. elegans*, en relación a los sistemas de referencia: un remanente de bosque de pino-encino y un remanente de bosque de oyamel.

CAPÍTULO 1

Determinación del micrositio de establecimiento de *Lupinus elegans* Kunth, una especie con potencial de facilitación para la restauración ecológica de bosques templados de México.

Resumen. *El establecimiento de plántulas es esencial para la persistencia de las poblaciones vegetales. Al conjunto de requerimientos ambientales y bióticos específicos que promueven la germinación y el establecimiento de las plántulas de una especie, se le ha llamado micrositios de establecimiento o sitios seguros. Sin embargo muchas veces estas condiciones se encuentran alteradas en sitios perturbados, por lo que se habla de limitación de micrositio. La especie usada como modelo fue *Lupinus elegans* (Fabaceae), leguminosa arbustiva que se encuentra de forma natural en muchos bosques templados de México que presentan algún grado de disturbio. El sitio de estudio fue en la localidad San Nicolás, en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. El experimento consistió en sembrar la misma densidad de semillas por $1m^2$ ($0.15\text{ gr}/1\text{ m}^2$, $6\text{ semillas}/1\text{ m}^2$) en cuatro zonas diferentes (12 parcelas por zona, dando un total de 48 parcelas). Se tomaron datos del número de plántulas e individuos jóvenes establecidos a los 3, 7, 9 y 12 meses después de la siembra. Se obtuvieron datos de pendiente, densidad del suelo, orientación y cobertura vegetal de cada parcela. Se evaluó la supervivencia, encontrando que la germinación fue muy baja (de 60 semillas sembradas, germinó un rango promedio de 4.91-2.65), y que una vez establecidas las plántulas, la herbivoría por *Zygogeomys trichopus* (tuza de Nahuatzen) disminuyó en un 40% el tamaño de la población entre los tres y siete meses de edad. Se realizaron análisis de clasificación con la finalidad de definir qué variables explican el establecimiento de *L. elegans* (antes y después de la herbivoría) y la mortalidad por herbivoría. Se encontró que las orientaciones S-SW y SW-W, la densidad del suelo $> 0.80\text{ g}/\text{cm}^3$, la cobertura vegetal $< 110\%$ y pendientes $> 11.5^\circ$, favorecen el establecimiento de *L. elegans* y minimizan la mortalidad por herbivoría de la tuza de Nahuatzen.*

Palabras Clave: micrositios, herbivoría, establecimiento, Fabaceae

Introducción

El establecimiento de las plántulas es un paso decisivo para que las poblaciones de las especies vegetales lleguen a las etapas reproductivas y persistan. Sin embargo este proceso depende no sólo de las características propias de las semillas y las plántulas, también requiere de cierta combinación

de condiciones bióticas y abióticas específicas que definirán cuáles especies colonizarán un sitio en particular (Grubb, 1977; Zobel *et al.*, 2000). Por ello, se ha propuesto que las semillas y las plántulas requieren de micrositios de establecimiento o sitios seguros (safe sites) que favorezcan la germinación y el posterior establecimiento de la plántula (Eriksson y Ehrlén, 1992), aún cuando algunos autores mencionan que no siempre las condiciones ambientales adecuadas para la germinación de la semilla son las idóneas para el establecimiento de las plántulas de una especie (Harper *et al.*, 1965; Harper y Benton, 1966; Titus y del Moral, 1998; Nathan y Muller-Landau, 2000; Jones y del Moral, 2005). Por lo que la distribución de las especies vegetales puede estar determinada por la limitación de micrositios de establecimiento o regeneración (Grubb, 1977; Münzbergová y Herben, 2005).

Se ha reportado que la topografía, la temperatura, la intensidad de la radiación solar, la humedad (tanto en la atmósfera como en el suelo), la pendiente, la presencia de rocas y depresiones, son algunas de las características físicas de los micrositios que favorecen el establecimiento de las plántulas (Harper *et al.*, 1965; Harper y Benton, 1966; Grubb, 1977; Titus y del Moral, 1998; Holl, 1999; Germino *et al.*, 2002; Jones y del Moral, 2005). Las interacciones bióticas también provocan que las condiciones microambientales se vean modificadas, en especial la vegetación remanente en el sitio, ya que muchas veces dichas plantas, funcionan como nodrizas que proporcionan sombra, un mayor contenido de nutrientes, una mayor retención de humedad, protección contra herbivoría, además de que pueden favorecer la captación de semillas (Bonfil *et al.*, 2000; Germino *et al.*, 2002; Holl, 2002; Jones y del Moral, 2005). Por otro lado, las especies animales contribuyen en el reclutamiento de semillas al dispersarlas y por la remoción del suelo, ya que muchas de estas especies son excavadoras y modifican la estructura del suelo al construir sus túneles (Dhillion, 1999; Holl, 1999). Sin embargo, muchas modificaciones a las condiciones y recursos, ya sea por perturbaciones naturales o antropogénicas, pueden limitar la disponibilidad de los micrositios. El cambio de uso de suelo para establecer campos agrícolas o pecuarios, y aún las actividades de la fauna, pueden modificar tanto las condiciones como los recursos, haciendo que los microambientes pierdan las características de establecimiento adecuadas para una especie dada. Los factores limitantes identificados más frecuentemente para la germinación y el establecimiento de las plántulas son la presencia de un disturbio y la intensidad del mismo, la disponibilidad limitada de micrositios y la dispersión de semillas (Eriksson y Ehrlén, 1992; Holl, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000; Zobel *et al.*, 2000). Además, una vez que la plántula se ha establecido, la herbivoría o la desecación pueden afectar fuertemente la distribución de las especies y por lo tanto la composición de la comunidad (Ashton *et al.*, 1997; Nathan y Muller-Landau, 2000).

Muchos de los estudios relacionados con los micrositios se han enfocado en evaluar las características microclimáticas (Harper *et al.*, 1965; Harper y Benton, 1966; Titus y del Moral, 1998; Holl, 1999; Germino *et al.*, 2002; Jones y del Moral, 2005). Sin embargo, es importante considerar otros factores que determinan el establecimiento de las plántulas a escalas mayores, ya que afectan directamente las variaciones ambientales y bióticas que ocurren a escalas menores (Germino *et al.*, 2002).

Dado que existe un debate acerca del uso y aplicación de conceptos como sitio seguro, micrositio, nicho de regeneración (Grubb, 1977), y limitación de micrositio (Münzbergová y Herben, 2005), en este estudio se considera el de limitación de micrositios de establecimiento, debido a que el sitio de estudio se encuentra en una área perturbada en donde el factor limitante principal parece ser la herbivoría por tuzas, así como la remoción del suelo provocada por la excavación de sus túneles, ya que modifican los micrositios o sitios seguros limitando de esta forma el establecimiento de las plántulas y plantas jóvenes (Münzbergová y Herben 2005), aún cuando se ha reportado que el disturbio puede ser un factor que active la sucesión vegetal y propicie la disponibilidad de micrositios (Luken, 1990).

El modelo de estudio, *Lupinus elegans* (Fabaceae), leguminosa arbustiva que se presenta de forma natural en bosques perturbados de pino-encino y pino de la Sierra Madre Occidental de México y el Eje Neovolcánico Transversal, así como en zonas donde ha cambiado el uso de suelo a alguna otra actividad, principalmente agropecuarias (Sánchez, 1980; Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). El efecto positivo de *L. elegans* ya ha sido probado en proyectos de restauración mostrando que inducen un incremento en la riqueza de especies (Blanco-García y Lindig-Cisneros, 2005; Blanco-García, 2010).

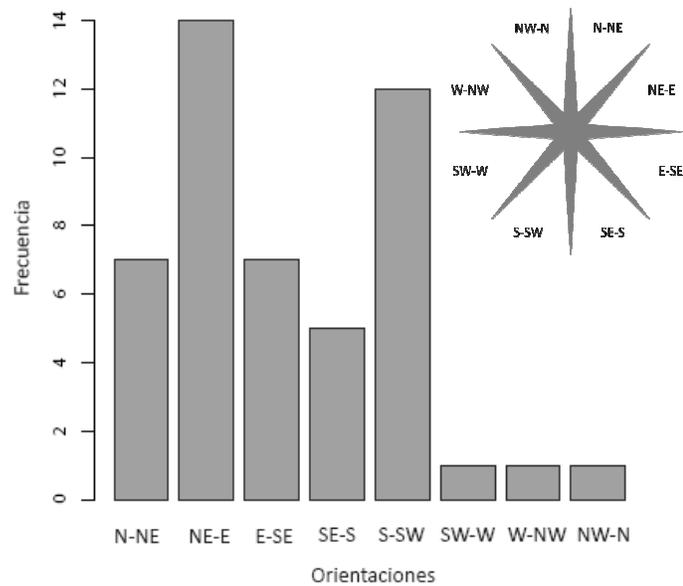
Con base en estos resultados se consideró importante determinar las características del micrositio de establecimiento de *L. elegans* en sitios perturbados, particularmente en donde el suelo presenta concentraciones bajas de nitrógeno, para de esta forma, coadyuvar al proceso de restauración de estos sitios, que resultan de gran importancia económica para México. Los requerimientos de propagación de *L. elegans* ya han sido probados bajo condiciones de invernadero y se ha determinado el tamaño de contenedor óptimo y el régimen de fertilización, así como que las plantas propagadas en vivero muestran mejor desempeño que plantas derivadas de semillas sembradas directamente en el sitio (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). Sin embargo, la propagación en vivero es cara y limita el uso de esta especie. Por lo tanto, para fines de proyectos de restauración es importante determinar qué factores afectan el establecimiento de esta especie a partir de semillas en

condiciones naturales, esto es, definir el micrositio de establecimiento de *L. elegans*, para minimizar los costos de los esfuerzos de restauración y comprender mejor la ecología de la regeneración de esta especie.

Método

Sitio de estudio y distribución natural de la especie. La Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP) se encuentra al centro-oeste del estado de Michoacán, México, con un rango de altitud de 1800 a 3200 m.s.n.m., una temperatura promedio mensual anual de 15.1°C, y una precipitación promedio anual de 1200 mm. La vegetación consiste de bosques de pino, pino-encino, bosque de coníferas y en las zonas más altas, bosque de oyamel, salvo en las zonas cercanas al volcán Parícutín, en donde se encuentran pedregales y arenales formados de lava y cenizas (Medina *et al.*, 2000; Velázquez *et al.*, 2003). El área de estudio se ubica en la localidad San Nicolás, en el noreste de la comunidad, en donde existen muchos pastizales inducidos o producto del abandono de tierras agrícolas, así como plantaciones de pino hechas por la propia comunidad como parte de las actividades de reforestación. En las zonas que no han sido perturbadas existen fragmentos de bosque de pino-encino, bosque de coníferas y bosque de oyamel. De forma natural se encuentran manchones de *L. elegans* en los alrededores del sitio, principalmente en zonas que han sufrido algún tipo de disturbio y que presentan una cobertura vegetal escasa formada principalmente por plantas herbáceas, y en las plantaciones de pino, aún cuando no llegan a ser poblaciones grandes (Sánchez, 1980; Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007; Blanco-García, 2010). La distribución nacional de esta especie endémica es en bosques templados de Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos y Zacatecas (Dunn, 2001; Lara-Cabrera *et al.*, 2009).

Diseño experimental. Como parte de un experimento a largo plazo en el que el objetivo principal es determinar la dinámica de reclutamiento de especies vegetales entre las fuentes de propágulos y un sitio perturbado en proceso de restauración facilitada por *L. elegans*, y en donde también se pretende evaluar el efecto del tamaño del manchón (parcelas) y la distancia a la fuente de proágulos, se seleccionaron dos lomas que se



encuentran en proceso de reforestación y se dividieron en cuatro zonas en

Figura 1. Frecuencia en la que se presentaron las orientaciones en las parcelas sembradas con *L. elegans* en las cuatro zonas.

función de los rodales de reforestación establecidos por la comunidad (tres en una loma y una en la otra). En cada una de las cuatro zonas se establecieron aleatoriamente 12 parcelas de diferentes tamaños (16, 32, 64 y 128 m²) y se sembraron semillas de *L. elegans* en junio de 2008, dando un total de 48 parcelas. Cabe aclarar que se sembró la misma densidad de semillas por metro cuadrado en las parcelas, esto es 0.15 gr/m², que corresponde a aproximadamente 6 semillas, de acuerdo con estudios previos (Gómez-Romero, 2006). Para el presente estudio, se consideraron 10 m² de cada parcela, ya que es el tamaño que generalmente tienen los manchones naturales y también para estandarizar el tamaño de las parcelas. Se realizaron conteos de las plántulas y plantas jóvenes de *L. elegans* presentes en cada parcela en septiembre de 2008 y en enero, marzo y junio de 2009 (época de secas), en los que se observó que entre marzo y junio se registró una disminución considerable de los individuos ya establecidos, como consecuencia de la herbivoría por *Zygoeomys trichopus* (Tuza de Nahuatzen). Con la información recabada se evaluó el establecimiento de las plántulas y plantas jóvenes, antes y después de la herbivoría. Las variables consideradas fueron: orientación, pendiente, densidad del suelo y cobertura vegetal. La orientación y la pendiente se midieron con una brújula Brunton con clinómetro; se consideraron 8 orientaciones y aún cuando la selección de los sitios fue aleatoria y de acuerdo a su disponibilidad, se presentó al menos una parcela de cada orientación, lo que permitió que se pudiera usar como variable explicativa (Fig. 1). La densidad del suelo se midió con un nucleador de 2 cm de diámetro, tomando una muestra de 15 cm de profundidad (47.12 cm³); una vez en el laboratorio, las muestras de suelo se secaron a 50° C durante

tres días en un horno de secado; después se pesó cada muestra. La cobertura vegetal se obtuvo sumando los porcentajes de cobertura de las tres especies más abundantes.

Análisis estadístico. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con R (R Development Core Team, 2009). Para estandarizar, la variable de respuesta evaluada fue el número de individuos de *L. elegans* por 10 m², que es el orden de magnitud del tamaño de los manchones naturales de esta especie.

Para determinar las condiciones óptimas de establecimiento para la especie, se realizaron análisis de árboles de clasificación para identificar las variables del sitio que explican mejor el establecimiento de las plántulas (orientación, densidad de suelo, pendiente, cobertura vegetal). El análisis de árbol de clasificación es una técnica no paramétrica (De' Ath y Fabricius, 2000) que se usa principalmente cuando existen varias variables explicativas y se requiere un guía para saber cuál de ellas se debe incluir en un modelo (Crawley, 2007). La construcción del árbol se realiza por la división repetida de los datos, las cuales se definen por reglas simples basadas en las variables explicativas. Cada división separa los datos en dos grupos mutuamente excluyentes, y lo más homogéneos posible y por lo tanto el siguiente proceso de división se aplica a cada grupo separadamente. Cada grupo se caracteriza por el valor de la media de la variable de respuesta, tamaño del grupo y los valores de la variable explicativa que lo definen (De' Ath y Fabricius, 2000). Por lo tanto se forma una estructura semejante a un árbol, en el cual se encuentra un nodo raíz (en el que se encuentran todos los datos), los nodos intermedios (puntos de división que da origen a cada grupo), y las hojas terminales. La longitud de las ramas es proporcional a la homogeneidad de los grupos, y ésta a su vez, será dada por la suma de las devianzas, por lo que al hacerse los grupos más homogéneos, menor será la suma de las devianzas, y por lo tanto las ramas tendrán una longitud menor. Los nodos finales representan la media del número de reclutas por cada grupo homogéneo. La homogeneidad de los nodos se define por la inconsistencia dentro del grupo que lo forma. Mientras menos inconsistencia exista, más homogéneo se considera el nodo. Para crear el árbol se usaron las sumas de las desviaciones absolutas de la media como una medida de inconsistencia; la devianza se calcula sobre la base de un "umbral" en la variable explicativa. Este valor genera dos modelos medios para la respuesta, una media debajo del umbral (en cuyo caso se toma la rama izquierda), y otra arriba del umbral (en el que se toma la rama derecha), lo cual nos lleva a uno u otro grupo homogéneo, y los siguientes umbrales nos llevarán a los diferentes subgrupos del árbol (Crawley, 2007).

Se obtuvieron tres árboles de clasificación: en el primero se evaluó las variables que explicaron el establecimiento antes de la herbivoría por la Tuza de Nahuatzen; en el segundo se evaluó la

supervivencia de *L. elegans* después de la herbivoría; y por último un árbol de clasificación para evaluar a la mortalidad por herbivoría y cuáles de las variables explicativas se asocian con ella. Sin embargo, esta técnica no paramétrica sólo reduce la variación de los datos agrupándolos, sin que esto signifique que los grupos son estadísticamente diferentes. Por lo tanto se realizaron pruebas paramétricas para evaluar estadísticamente las diferencias entre los grupos, para lo cual se realizaron Análisis de Varianza de una vía (ANOVA) para cada agrupación mostrada en los árboles, así como gráficas de medias y errores estándar para los árboles post-tuza y herbivoría.

Resultados

Las plántulas de *L. elegans* presentaron promedios de establecimiento bajos con referencia a la cantidad de semillas sembradas (2880 semillas), ya que, a los tres meses de la siembra, sólo había germinado el 37% del total de semillas sembradas en las cuatro zonas (1076 plántulas). Posteriormente, hubo dos factores que afectaron fuertemente su establecimiento. El primero fueron las heladas ocurridas en los meses de diciembre y enero de 2009 (seis y siete meses después de la siembra) disminuyendo el número de individuos sobrevivientes en un 22% (835 plantas); el segundo fue la herbivoría de tuza Nahuatzen, en junio de 2009 (a los 12 meses), que disminuyó la supervivencia casi en un 40%, logrando establecerse sólo el 44% de las plantas registradas en septiembre de 2008 (475) (Tabla 1; Fig. 2).

Tabla 1. Número de individuos de *L. elegans* establecidos durante cuatro periodos de tiempo en cada una de las zonas de estudio.

Zonas	No. de semillas sembradas por zona	Tiempo			
		3 meses	7 meses	9 meses	12 meses
1	720	280	186	175	82
2	720	304	224	224	150
3	720	274	262	251	123
4	720	218	185	185	120
Total	2880	1076	857	835	475

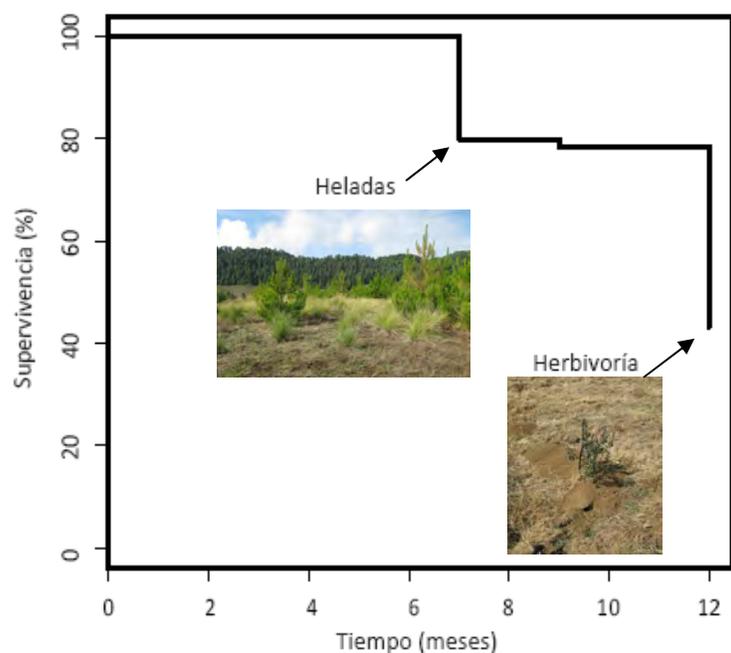


Figura 2. Gráfica de supervivencia de plántulas de *L. elegans* en las zonas de estudio. Se observan dos procesos fundamentales, la época de heladas y la herbivoría por tuza Nahuatzen

Análisis de Árbol de Clasificación

Septiembre de 2008 a marzo de 2009 (antes de la herbivoría). Después de la primera época de crecimiento, el análisis de árbol de clasificación mostró que de las cuatro variables evaluadas sólo dos (la orientación y la densidad del suelo) influyeron en el establecimiento de *L. elegans* (Fig. 3). La orientación dividió a las parcelas en dos grupos: aquéllas que presentaron orientaciones Sur-Suroeste, Suroeste-Oeste y Oeste-Noroeste (4.22 ± 2.47 individuos/10 m²), y las que se encontraron en el resto de las orientaciones (2.71 ± 1.74 individuos/10 m²). El ANOVA mostró que estos grupos difieren significativamente ($F_{(1, 46)}=5.81, P= 0.019$).

En la rama izquierda del árbol, el siguiente factor que influyó en el establecimiento fue la densidad del suelo, formando tres subgrupos: el primero con densidades menores a 0.83 g/cm³ (2 ± 1.53 individuos/ 10 m²); el segundo, con una densidad del suelo entre 0.83 y 0.90 g/cm³ (3.16 ± 1.13 individuos/ 10 m²); y finalmente un tercer subgrupo con una densidad del suelo mayor a 0.90 g/cm³ (2.10 ± 1.09 individuos/ 10 m²). El ANOVA mostró que las diferencias entre estos grupos son marginalmente significativas ($F_{(2, 29)}=2.69, P=0.084$). En la rama derecha, el factor relevante para el establecimiento de *L. elegans* también fue la densidad del suelo; en este caso se formaron dos subgrupos: el primero con densidades menores a 0.77 g/cm³ (2.52 ± 1.54 /10 m²); con una densidad mayor (segundo subgrupo) se registraron 5.93 ± 2.03 individuos/ 10m², el promedio más

alto para los datos analizados. Estos últimos grupos fueron diferentes entre ellos ($F_{(1, 12)}=12.54$, $P=0.004$).

Dado que el mayor promedio de individuos se obtuvo en la rama derecha del árbol, puede concluirse que los factores que favorecieron el establecimiento de *L. elegans* sin herbivoría, son las laderas con exposición Sur-Suroeste, Suroeste-Oeste y Oeste-Noroeste y con suelos densos (mayores de 0.77 g/cm^3).

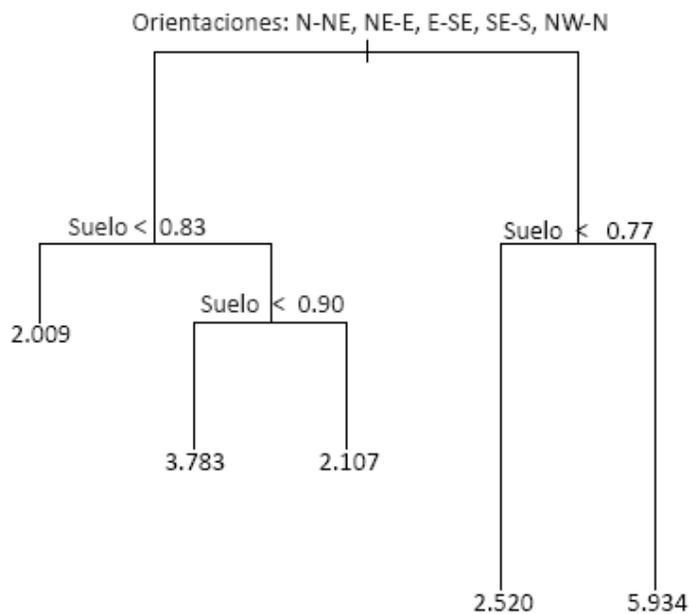


Figura 3. Árbol de clasificación de las variables que explican el establecimiento de plántulas de *Lupinus elegans* durante la primera época de crecimiento (2008-2009).

Marzo a junio de 2009 (después de la herbivoría). El siguiente árbol se realizó con las mismas variables explicativas pero con promedios del número de individuos de *L. elegans*/ 10 m^2 después de que se presentó la herbivoría por las tuzas, la cual disminuyó drásticamente el número de sobrevivientes (Fig. 2). De las cuatro variables evaluadas, tres (la orientación, la densidad del suelo y la cobertura vegetal) explicaron la presencia de las plantas jóvenes. Debido a que el análisis divide los datos en grupos y subgrupos homogéneos, se decidió nombrar a cada uno de ellos con diferentes letras, con la finalidad de hacer más sencilla su comprensión y análisis posteriores (Fig. 4).

La primera variable que más influyó en el establecimiento de *L. elegans* fue la orientación, dividiendo los datos en dos grupos: Sur-Suroeste_Suroeste-Oeste (S-SW_SW-W) (2.56 ± 1.71 individuos/ 10 m^2), y todas las demás orientaciones (RA) (1.24 ± 1.18 individuos/ 10 m^2), y de

acuerdo con el ANOVA estos grupos fueron diferentes ($F_{(1,46)}=9.27, P=0.003$) (Fig. 5A). En la rama izquierda (grupo RA) el siguiente factor que intervino fue la densidad del suelo, formándose tres subgrupos: el subgrupo L con una densidad menor a 0.83 g/cm^3 (1.12 ± 0.99 individuos/ 10 m^2); el subgrupo M con densidades entre 0.83 y 0.87 g/cm^3 y un promedio de individuos de $2.27 \pm 1.57 /10 \text{ m}^2$; y finalmente el subgrupo H en el que la densidad del suelo fue mayor a 0.87 g/cm^3 (0.94 ± 1.01 individuos/ 10 m^2). Estos grupos fueron marginalmente diferentes ($F_{(2,32)}=3.20, P=0.054$) (Fig. 5B). En el grupo S-SW_SW-W el siguiente factor relevante para explicar el establecimiento de *L. elegans* fue la cobertura vegetal; resultando dos subgrupos: el subgrupo LVC, en el que la cobertura vegetal fue menor a 110% (3.32 ± 1.33 individuos/ 10 m^2), y el subgrupo HVC con una cobertura mayor a 110% (1.91 ± 1.82 individuos/ 10 m^2). Sin embargo, el efecto de la vegetación no fue significativo ($F_{(1,11)}=2.45, P=0.14$) (Fig. 5C).

El grupo RA, en donde se encuentran todas las orientaciones restantes, tuvo un dato extremo (outlier), que se atribuye a un mayor número de individuos de *L. elegans* (4.37 individuos/ 10 m^2) que el promedio (1.24 ± 1.18 individuos/ 10 m^2) (Fig. 5A). Respecto a los subgrupos de densidad de suelo, el H muestra dos outliers y al eliminarlos se obtiene una $P=0.006$ (Fig. 5B). Esto se atribuye a que presentan un mayor número de individuos (3.12 y $3.28/10 \text{ m}^2$) que la media general para el grupo, que es muy baja (0.94 ± 1.01). Los subgrupos formados a partir de la cobertura vegetal no fueron estadísticamente distintos ($F_{(1,11)}=2.45, P=0.14$), lo que se atribuye a que la n es muy pequeña (subgrupo LVC: $n=6$; subgrupo HVC: $n=7$), limitando la validez estadística de estos subgrupos. Sin embargo, el análisis de árbol de clasificación, indica que estos subgrupos son distintos entre ellos.

Por lo tanto, la variable que sigue favoreciendo el establecimiento de las plántulas de *L. elegans* aún con la herbivoría es la orientación, en laderas con exposiciones Sur-Suroeste y al Suroeste-Oeste y que presenten baja cobertura vegetal.

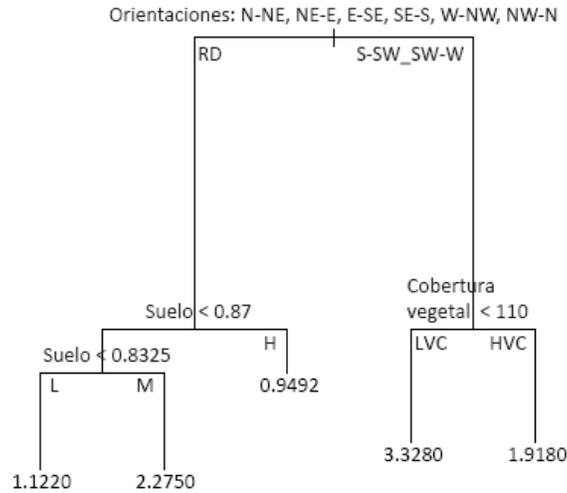


Figura 4. Árbol de clasificación de los datos para el establecimiento de plántulas de *Lupinus elegans* después de la herbivoría por *Zygoeomys trichopus* (2009). Los grupos RA y S-SW_SW-W se forman a partir de la primera división de los datos dada por la orientación. Los subgrupos L, M, H se forman a partir de la subdivisión del grupo RA, de acuerdo a diferentes rangos de densidad de suelo. Los subgrupos LVC y HVC se forman de la subdivisión de los datos del grupo S-SW_SW-W de acuerdo a la cobertura vegetal.

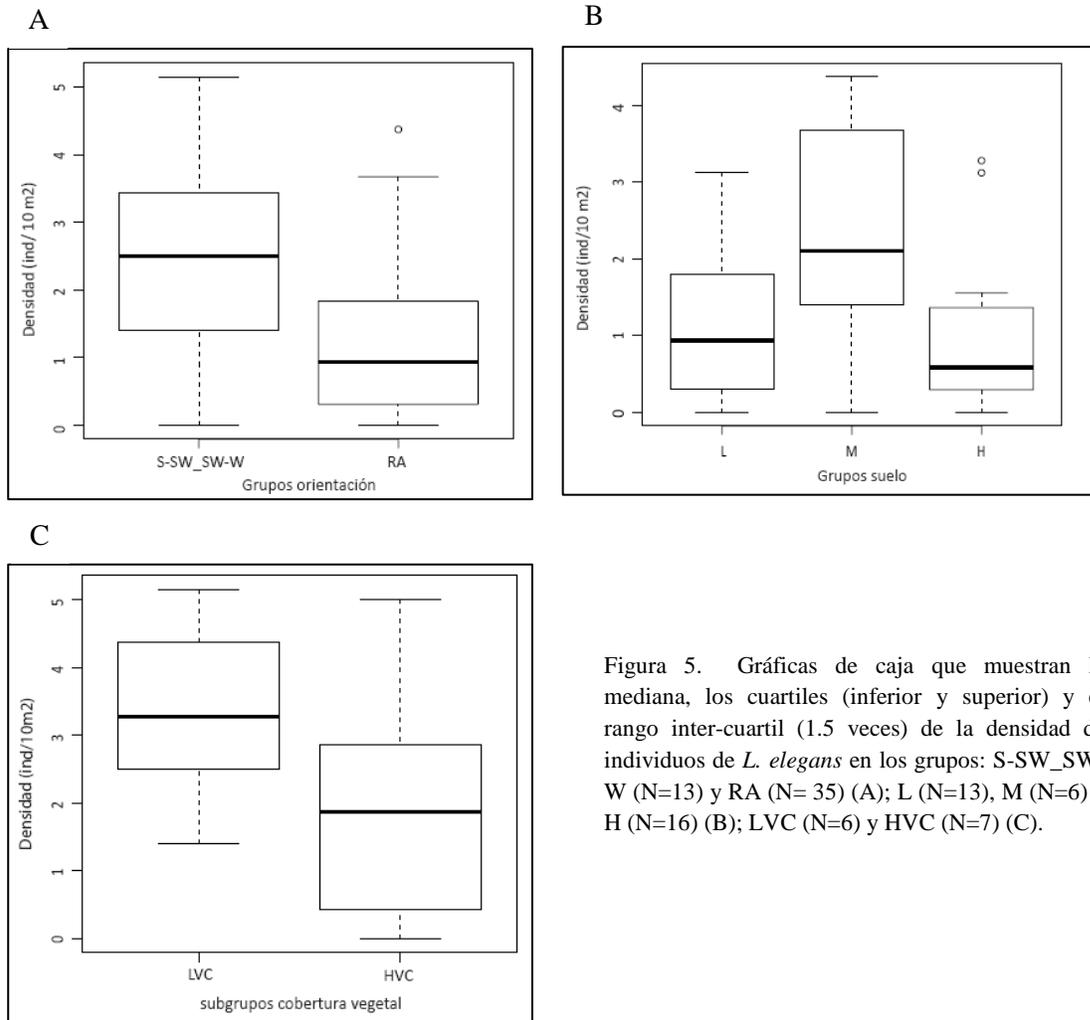


Figura 5. Gráficas de caja que muestran la mediana, los cuartiles (inferior y superior) y el rango inter-cuartil (1.5 veces) de la densidad de individuos de *L. elegans* en los grupos: S-SW_SW-W (N=13) y RA (N= 35) (A); L (N=13), M (N=6) y H (N=16) (B); LVC (N=6) y HVC (N=7) (C).

Condiciones en las que se presenta la mortalidad de Lupinus elegans por Zygozomys trichopus (tuza de Nahuatzen). En este caso se usaron los porcentajes de mortalidad por herbivoría como variable de respuesta (con respecto a los individuos vivos del muestreo anterior), y las variables explicativas fueron las mismas que en los análisis anteriores.

De las cuatro variables, tres (densidad del suelo, pendiente y orientación) explicaron la mortalidad por herbivoría. Para facilitar su comprensión se designaron nombres a cada uno de los grupos y subgrupos formados (Fig.6).

La densidad del suelo es la que tiene una mayor influencia en la mortalidad; en suelos densos se tuvo una herbivoría mayor (grupo HSD, con densidad del suelo $>0.80 \text{ g/cm}^3$ y un promedio de $55.2 \pm 33.4\%$), que en suelos con una densidad menor a 0.80 g/cm^3 (grupo LSD, con un promedio de $24.04 \pm 30.3\%$). Esto grupos fueron significativamente diferentes ($F_{(1, 46)}=10.16, P= 0.002$) (Fig. 7A). Para las parcelas con una densidad del suelo menor a 0.80 g/cm^3 (grupo LSD), la pendiente es la siguiente variable que influyó: pendientes menores a 11.5° , presentaron un promedio de herbivoría mayor (subgrupo SS con un promedio de $44.7 \pm 35.4\%$) que pendientes mayores a 11.5° (subgrupo IS, con un promedio de $9.58 \pm 15.1\%$) en donde la depredación fue significativamente menor ($F_{(1, 15)}=7.92, P= 0.013$) (Fig. 7B). Para las parcelas con una densidad del suelo mayor a 0.80 g/cm^3 , las parcelas con pendientes de menos de 4.5° favorecieron menos la depredación de los lupinos (subgrupo VSS, con un promedio de $32 \pm 41\%$), que aquellas con una pendiente mayor (subgrupo IS2, con un promedio de $59.6 \pm 30.7\%$). Estos resultados fueron marginalmente significativos ($F_{(1, 29)}=3.04, P= 0.091$) (Fig. 7C).

En las parcelas con una densidad del suelo mayor a 0.80 g/cm^3 y con pendientes mayores a 4.5° (subgrupo IS2), aquellas que se encontraron en exposiciones Noreste-Este y Suroeste-Oeste presentaron menor herbivoría (Subgrupo BF con un promedio de $49.62 \pm 30.46\%$), que las parcelas que se encontraban en las otras orientaciones (subgrupo TR, con un promedio de $68.25 \pm 29.35\%$). El ANOVA mostró que estos grupos no fueron diferentes ($F_{(1, 24)}=2.51, P=0.12$) (Fig. 7D). En las parcelas incluidas en el subgrupo BF, la densidad del suelo volvió a ser importante, ya que dividió al grupo en dos: el LD con una densidad menor a 0.89 g/cm^3 ($27.28 \pm 24\%$ de herbivoría promedio), y el HD con una densidad mayor a 0.89 g/cm^3 ($65.59 \pm 24.54\%$ de herbivoría promedio), y en donde la depredación es significativamente mayor ($F_{(1, 10)}=7.21, P=0.022$) (Fig. 7E).

El subgrupo VSS presenta un outlier que tuvo un gran efecto sobre la muestra, ya que al eliminarlo la significancia aumentó hasta $P=0.009$. Dicho punto salió del promedio general del subgrupo ($32.08 \pm 41.02\%$) por tener 100% de mortalidad por herbivoría (Fig.7C). El subgrupo TR también

presentó un punto outlier, el cual tiene una gran influencia sobre la muestra de datos ya que al eliminarlo la $P= 0.035$ (Fig. 7D).

Por lo tanto de acuerdo al árbol de clasificación, las condiciones que propician mortalidad por herbivoría son suelos con densidades entre 0.80 y 0.88 g/cm³, en pendientes entre 4.5° y 11.5° y con orientación Noreste-Este o Suroeste-Oeste.

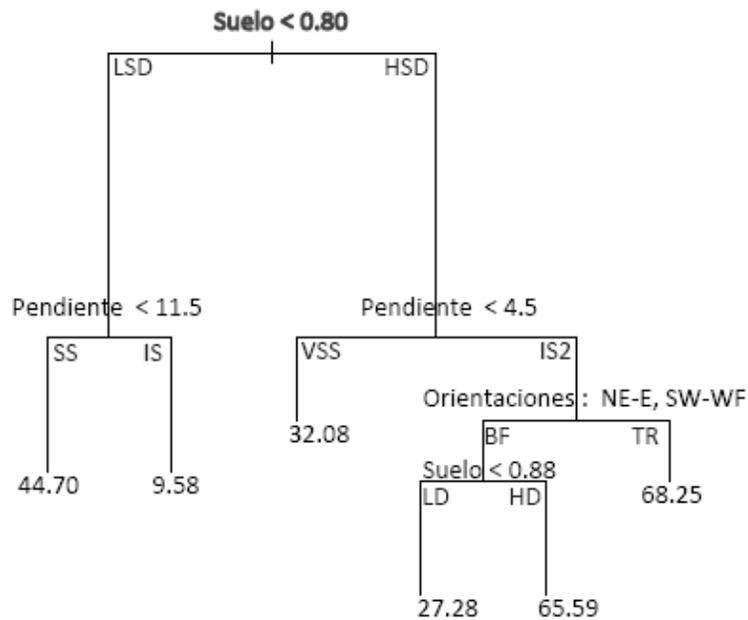


Figura 6. Árbol de clasificación de las variables que favorecen la mortalidad por herbivoría de *Zygoeomys trichopus* (2009). Los grupos LSD y HSD se forman por la densidad del suelo; los subgrupos SS e IS se forman de acuerdo a la pendiente. Los subgrupos VSS y IS2 se forman por la pendiente; el subgrupo IS2 se subdivide en los subgrupos BF y TR por la orientación y finalmente del subgrupo BF se forman los subgrupos LD y HD por la densidad del suelo.

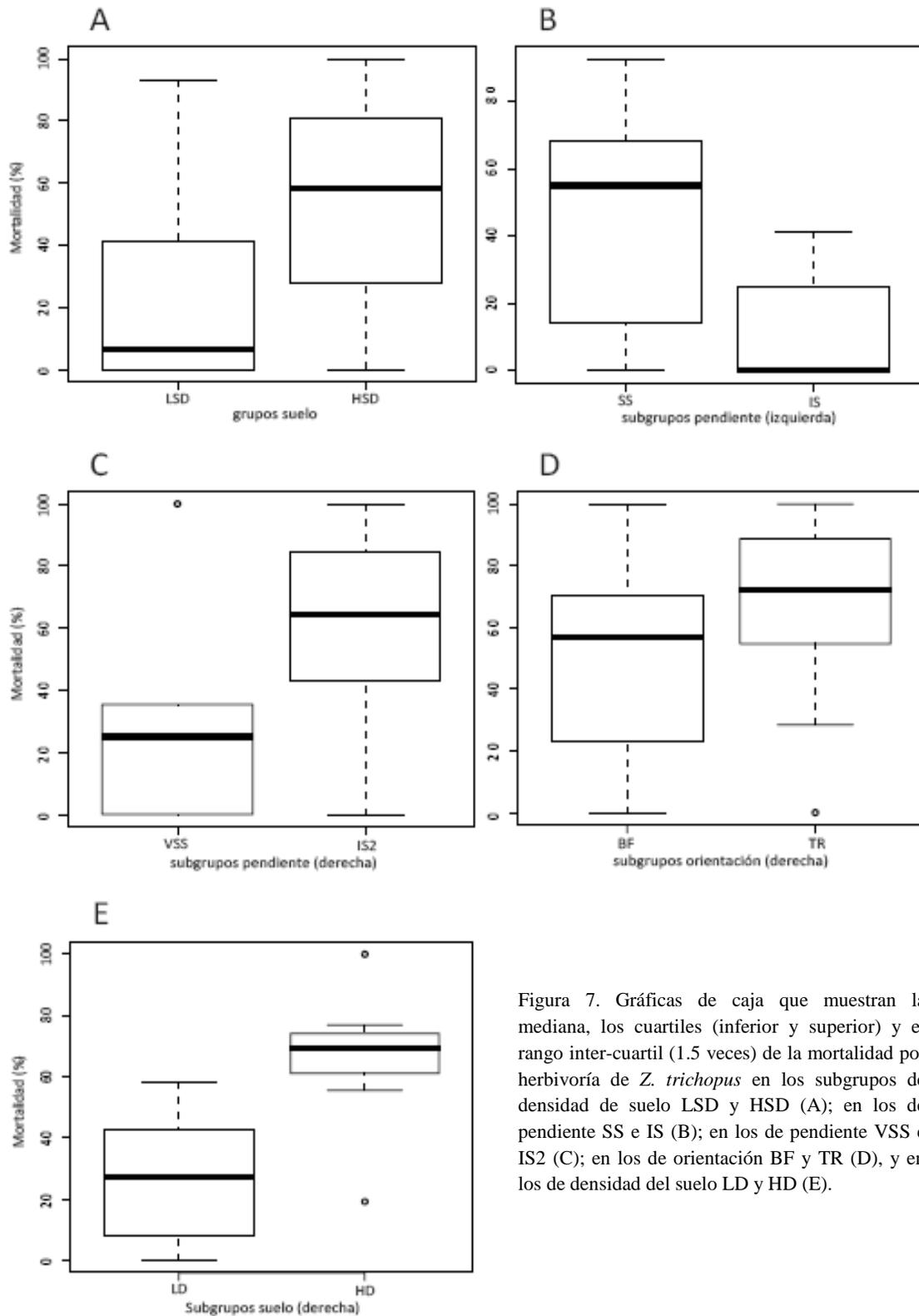


Figura 7. Gráficas de caja que muestran la mediana, los cuartiles (inferior y superior) y el rango inter-cuartil (1.5 veces) de la mortalidad por herbivoría de *Z. trichopus* en los subgrupos de densidad de suelo LSD y HSD (A); en los de pendiente SS e IS (B); en los de pendiente VSS e IS2 (C); en los de orientación BF y TR (D), y en los de densidad del suelo LD y HD (E).

Discusión y Conclusiones

La curva de supervivencia de *L. elegans* mostró que se presentaron dos momentos determinantes para las plántulas y las plantas jóvenes: el primero se debe a razones climáticas (el invierno fue muy fuerte y la época de secas tuvo una duración mayor del promedio); y el segundo a interacciones interespecíficas (la herbivoría por tuzas), siendo esta última la que mayor efecto tuvo sobre la supervivencia de la especie (-40%). De acuerdo con la investigación realizada por Alvarado-Sosa *et al.* (2007) en el área de estudio, los individuos que fueron trasplantados del vivero al campo a partir de los tres meses de edad, tuvieron tasas de supervivencia altas en condiciones de campo después del trasplante (56-58%), y las plantas de seis meses de edad utilizadas en dicho estudio, fueron menos susceptibles a la herbivoría, pero presentaron un daño mayor causado por los escurrimientos que los individuos de 3 meses de edad. Además, reportaron que cuando las semillas se sembraron directamente en campo, se obtuvo un porcentaje de supervivencia de plántulas muy bajo (17%). En el presente estudio, se obtuvo un porcentaje de germinación en campo mayor (37%), pero las plantas de hasta siete meses de edad sufrieron daños por las heladas, y las plantas de ocho a doce meses fueron afectadas por la herbivoría de la tuza de Nahuatzen. Los resultados no son similares a los reportados por Alvarado-Sosa *et al.* (2007), ya que el daño por herbivoría se detectó a edades mayores en este estudio. Lo anterior puede deberse a que en el área de estudio del presente trabajo (campo de cultivo abandonado), hay una mayor densidad poblacional de las tuzas, que en el sitio de estudio del experimento previo (depósito de ceniza volcánica).

Además de los dos eventos que definieron la curva de supervivencia de esta especie (heladas y herbivoría), se identificaron los factores ambientales que influyen en el establecimiento: la orientación de las parcelas y su pendiente, la densidad del suelo y la cobertura vegetal. El suelo y la topografía han sido variables ampliamente usadas para explicar el establecimiento de las plántulas de otras especies, ya que las condiciones edáficas son muy heterogéneas, lo que resulta en la presencia de micrositios diferentes para la germinación y para el crecimiento inicial de las plántulas (Harper *et al.*, 1965; Titus y Del Moral, 1998; Jones y del Moral, 2005).

Los árboles de clasificación permitieron jerarquizar las variables evaluadas, pero esto no implicó que los grupos formados fueran diferentes de los demás estadísticamente. Vayssieres *et al.* (2000) mencionan que los árboles de clasificación son una buena técnica predictiva, y que se puede combinar con otros métodos paramétricos. Por lo tanto, en este estudio se realizaron ANOVAs para evaluar las diferencias estadísticas de los grupos formados.

Los análisis mostraron que la orientación y la densidad del suelo explican el establecimiento de *L. elegans* y que a partir de la combinación de ellas, se pueden definir las características del micrositio de establecimiento de esta especie. Se encontró que las laderas con orientaciones Sur-Suroeste, Suroeste-Oeste y Oeste-Noroeste que tengan una densidad del suelo mayor a 0.77 g/cm^3 , presentan una mayor densidad de individuos. Esto puede deberse a que los suelos muy flojos y sin estructura no ofrecen la estabilidad suficiente a las raíces para anclarse y establecerse (observación personal). Goodman y Ennos (1999), en sus estudios del efecto de la densidad del suelo sobre el anclaje de raíces y su morfología en maíz y girasol, mencionan que en suelos más densos las raíces se engrosan y tienen mayor estabilidad que en suelos flojos; en el sitio de estudio hay zonas con suelos muy removidos debido a las actividades excavadoras de las tuzas, lo que limita el establecimiento de *L. elegans* (observación personal).

Respecto a la orientación, se sabe que en el hemisferio Norte, las laderas con exposición Sur son más cálidas por la cantidad y calidad de luz que llega a ellas, y presentan menor humedad relativa (Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo, 2004; Warren II, 2010), por lo tanto en ellas las especies de sucesión temprana, que son más resistentes a condiciones ambientales desfavorables, son más comunes que aquéllas más sensibles a condiciones extremas, como son las especies vegetales de un bosque maduro (Olivero y Hix, 1998). Además, en los trópicos durante el invierno, el Sol sale desde el Sur-Este y se pone hacia el Sur-Oeste (Lomolino *et al.*, 2004), por lo tanto las laderas con estas exposiciones son más cálidas en el invierno. Se ha reportado que las bajas temperatura puede afectar fuertemente la supervivencia de la plántulas, principalmente las heladas, y que bajo este escenario, micrositios que las protejan del efecto de las bajas temperaturas, puede favorecer la permanencia de las plántulas (Nobel, 1984; Osmond *et al.*, 1987; Parker, 1991; Warren II, 2010). Tomando en cuenta que las heladas durante el invierno fueron un factor de mortalidad importante para *L. elegans*, el que se observara una mayor supervivencia de *L. elegans* en las laderas con exposición Sur, puede deberse a que durante el invierno las laderas S-SW fueron más cálidas que las de exposición norte, favoreciendo la supervivencias de las plántulas. Aunque en algunos trabajos se reporta que hay un mayor establecimiento vegetal en laderas con exposiciones Norte-Este que en aquéllas con exposiciones Sur-Oeste, debido principalmente a la disponibilidad hídrica (Schlatter, 1994; Enciso *et al.*, 2000; Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo, 2004).

Tárrega y Luis (1989) que realizaron un estudio sobre el efecto de *Juniperus thurifera* en España, mencionan que en dirección Oeste bajo el dosel de los árboles hay una mayor riqueza de especies debido a la mayor altura del dosel hacia esta orientación. Por otro lado Germino *et al.* (2002) reportan que en islas de árboles con exposición Norte (N, NE y NW), el porcentaje de plántulas de

coníferas fue mayor que en islas con exposición Sur (S, SE y SW), y las semillas que germinaron presentaron una supervivencia menor si los árboles adyacentes se encontraban al Oeste que si se encontraban al Este de las plántulas. En contraste, en este estudio se encontró que las orientaciones Sur y Oeste favorecen claramente el establecimiento de *L. elegans*. Esto puede deberse a que las especies evaluadas en estos estudios previos, tienen como factor limitante la humedad relativa, más que las bajas temperaturas, ya que las coníferas están adaptadas a resistir temperaturas muy bajas. Sin embargo, *L. elegans* no resistió las bajas temperaturas de las laderas orientadas hacia el Norte durante el invierno.

Respecto a la herbivoría, aunque se detectó la presencia de las tuzas en el área de estudio desde septiembre de 2008, el efecto mayor se presentó posteriormente (abril y mayo de 2009), afectando más a las plantas ya establecidas, seguramente por una preferencia de las tuzas por las raíces más desarrolladas y los tallos más gruesos. Además, se ha reportado un incremento de montículos causados por la formación de los túneles de las tuzas durante la primavera y el otoño, para lo cual las tuzas requieren de una gran inversión de energía, y por lo tanto de fuentes de alimentos mayores (Case y Jasch, 1994). En el presente estudio la mayor mortalidad por herbivoría se presentó durante la primavera, periodo en el cual se observó una gran cantidad de montículos (observación personal). El árbol de clasificación después de la herbivoría por tuzas muestra que las orientaciones Sur-Suroeste y Suroeste-Oeste siguen siendo determinantes en el establecimiento de la especie ya que presentan promedios altos de número de individuos sobrevivientes; y para las parcelas con estas exposiciones, la densidad del suelo continúa siendo importante. Sin embargo, el promedio más alto (3.32 individuos/10m²) se obtuvo en la combinación de las orientaciones Sur-Suroeste y Suroeste-Oeste con porcentajes de cobertura vegetal menores a 110%.

Debido a que la herbivoría por *Z. trichopus* afectó el establecimiento de *L. elegans*, el árbol de clasificación permitió conocer cuáles variables explicativas favorecían la mortalidad por herbivoría en el sitio de estudio. Los resultados mostraron que el suelo es determinante para la presencia de las tuzas en el sitio, ya que prefieren, al igual que los lupinos, suelos con una densidad mayor a 0.80 gr/m³. Esto se debe a que las tuzas requieren de suelos firmes y profundos para poder hacer sus túneles (Case y Jasch, 1994; Lacey *et al*, 2000). Sin embargo, esta actividad provoca que los suelos pierdan su estructura y firmeza, lo que disminuye el establecimiento de los lupinos. Por lo tanto, las tuzas afectan directa (por depredación de las raíces) e indirectamente (por la remoción del suelo) a los micrositios de establecimiento de *L. elegans*.

La siguiente variable que aumentó la mortalidad por herbivoría en *L. elegans* fueron pendientes entre 4.5° y 11.5°, esto es, sitios prácticamente planos o con inclinaciones suavizadas. Dos explicaciones son posibles: la primera es que la escorrentía en la época de lluvias es mayor en las pendientes inclinadas, lo que puede arrastrar a las tuzas por los canales, obligándolas a salir a la superficie y estar expuestas a depredadores; esto se sustenta en una de las actividades para el control de la densidad poblacional de las tuzas en sitios sobrepoblados, que consiste en la inundación por escorrentía de los túneles con la finalidad de que las tuzas salgan a la superficie (Case y Jasch, 1994). Otra explicación, es que la deposición de materiales durante la época de lluvias, provoca suelos más profundos en las zonas planas que se encuentran en el sitio de estudio, característica indispensable para el mantenimiento de los túneles de las tuzas (Case y Jasch, 1994; Lacey *et al.*, 2000). Además, en este estudio se encontró que hay una mayor cobertura vegetal en áreas planas (observación personal), lo que implica una mayor fuente de alimento para las tuzas. En las parcelas con una pendiente de más de 4.5° y orientadas al Noreste-Este o al Suroeste-Oeste y en las que la densidad del suelo es menor ($< 0.88 \text{ gr/m}^3$), la depredación por *Z. trichopus* disminuye; sin embargo, en suelos más densos, la herbivoría aumenta casi al doble, lo cual indica que la densidad de suelo es determinante para las tuzas, aún cuando otras variables intervengan.

Se ha reportado que la herbivoría es un factor limitante para el establecimiento de las plántulas y de las plantas adultas y que causa una alta mortalidad de las plantas, reduciendo las poblaciones (Alverson *et al.*, 1988; Benítez-Malvido 1998; Crawley, 1997; Bonfil *et al.*, 2000; Holl, 1999; del-Val *et al.*, 2007). En este estudio la herbivoría por *Z. trichopus* fue determinante para las poblaciones de *L. elegans*, reduciendo claramente el número de individuos en un periodo de tres meses. Sin embargo, *Z. trichopus* es una especie endémica y en peligro de extinción de las zonas templadas de Michoacán (Página en red: The 2004 IUCN Red List of Threatened Species), por lo que si se pretende utilizar a *L. elegans* en proyecto de restauración de bosques templados, es importante tomar en cuenta que, al no poder tomar medidas de control de las poblaciones de la tuza de Nahuatzen, es necesario aumentar los esfuerzos de restauración, como duplicar el número de semillas sembradas para compensar las pérdidas por herbivoría, o sembrarlas en orientaciones Suroeste-Oeste, en pendientes inclinadas (lo cual implica menor cobertura vegetal), procurando que sean suelos con densidad alta.

Implicaciones en la restauración ecológica. Dado que existen sitios que presentan pocas especies vegetales, aún cuando se trata de reforestaciones, es necesario aumentar los esfuerzos para reactivar los procesos ecológicos naturales (Hobbs y Norton, 1996; Ashton *et al.*, 1997). El uso de plantas facilitadoras, como *L. elegans*, puede ser una buena estrategia para la restauración del lugar, ya que

se ha reportado que las leguminosas enriquecen el suelo por su capacidad de fijar nitrógeno, además de proporcionar micrositios de establecimiento para otras especies, facilitando la recuperación de los sitios (Cruz-Cisneros y Valdés, 1991; Carrillo-García *et al.*, 1999; Monroy-Ata *et al.*, 2007; Blanco-García, 2010). Sin embargo para utilizar plantas facilitadoras en los proyectos de restauración, es necesario asegurar el establecimiento de sus plántulas e individuos jóvenes. Aún cuando *L. elegans* se distribuye naturalmente en el sitio de estudio, requiere de ciertas condiciones para que se establezcan sus plántulas. Por lo que es indispensable conocer estas características del sitio para lograr el establecimiento de la leguminosa en densidades apropiadas para los fines buscados. En este trabajo se encontró que las condiciones óptimas de establecimiento de *L. elegans* son laderas con exposiciones Sur-Suroeste y Suroeste-Oeste, en pendientes inclinadas, procurando que sean suelos con densidad alta, evitando así una alta pérdida de plantas por herbivoría por *Z. trichopus*.

CAPÍTULO 2

Comparación de la diversidad vegetal de sitios restaurados y plantaciones forestales en bosques de coníferas: ¿se alcanza la equivalencia estructural de la comunidad?

Resumen. *Las reforestaciones han sido utilizadas para la recuperación de bosques deteriorados, aunque muchas veces sólo se logra aumentar la cobertura arbórea sin recuperar la estructura y función del bosque. Se ha propuesto usar la facilitación para apoyar la recuperación de la estructura y las funciones ecosistémicas hasta niveles similares a los del sistema de referencia. Para evaluar esta recuperación se ha propuesto utilizar atributos funcionales; sin embargo esto es difícil debido a la dificultad de medir las funciones más relevantes. El presente estudio propone evaluar atributos estructurales como sustituto a la evaluación de la equivalencia funcional. Se realizó una comparación de la estructura del sotobosque en siete plantaciones forestales de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* con edades de cuatro hasta 20 años, y un sitio en proceso de restauración con edad de cinco años (en el que se utilizó a *Lupinus elegans* como planta nodriza), con dos sistemas de referencia (bosques secundarios de pino-encino y oyamel). Además, se evaluó la estructura de un campo de cultivo abandonado que se consideró como la condición inicial de los sitios evaluados. Se realizaron análisis de rarefacción para evaluar la diversidad en los diferentes sitios, así como análisis de agrupamiento para conocer su similitud y evaluar su equivalencia estructural. Se evaluó la relación entre la distancia geográfica y la similitud de los sitios mediante pruebas de Mantel. Se registraron 142 especies en total, de las cuales 30- 40% se presentaron en las plantaciones, y 60% en el sitio de restauración, dato más cercano al de los sistemas de referencia (45-70%). El análisis de agrupamiento permitió detectar tres grupos: la plantación de 20 años y los sistemas de referencia con una similitud de 25%, el sitio de restauración y la plantación de 12 años con 40% y el resto de las plantaciones forman un solo grupo con 30- 60%. El análisis de componentes principales mostró que la plantación de 20 años fue la más parecida en composición de especies al bosque de oyamel, mientras que las demás plantaciones fueron cercanas entre ellas, y no fueron similares a los sistemas de referencia. La restauración fue cercana a las plantaciones jóvenes en la composición de malezas y diferente en la composición de especies nativas. Sin embargo, no fue similar a ninguno de los sistemas de referencia. Respecto a la distancia geográfica de los sitios a los sistemas de referencia, solo se observó su efecto sobre la similitud en el bosque de Oyamel ($r= 0.47$; $P=0.01$), que representa el*

*sistema más grande. Estos resultados indican que la restauración permitió acelerar la sucesión natural en el tiempo, pero en términos de composición de especies vegetales se obtuvo una mezcla de plantas exóticas y nativas que al parecer son resultado tanto del efecto facilitador de *L. elegans* como del pasado histórico del sitio.*

Palabras Clave. Equivalencia estructural, restauración ecológica, plantaciones forestales, plantas facilitadoras, *Lupinus elegans*.

Introducción

En ecología de la restauración se propone que la regeneración de un ecosistema perturbado se logra con la recuperación de las funciones ecosistémicas, y para evaluarla es necesario contar con un ecosistema de referencia (Bradshaw, 1984; Young, 2000; Sarr *et al.*, 2004; SER, 2004). La mayoría de los sistemas de referencia se eligen de acuerdo con los objetivos del proyecto de restauración, basándose en lo que en la literatura de de ésta disciplina se definen como atributos funcionales (procesos ecosistémicos como la aportación de biomasa, la dinámica de nutrientes, o la productividad), con los cuales se busca recuperar la resistencia y la resiliencia del sitio restaurado (Zedler y Lindig-Cisneros, 2000; SER, 2004). Bradshaw (1984) propuso que en un ecosistema en proceso de restauración existe una relación directa y proporcional entre la estructura y la función (Bradshaw, 1984; Cortina *et al.*, 2006). De acuerdo con lo anterior, al re-establecerse las funciones y la estructura de los ecosistemas se alcanzaría la equivalencia funcional (Bradshaw, 1984; Zedler y Lindig-Cisneros, 2000; SER, 2004; Cortina *et al.*, 2006).

Sin embargo, varios autores han manifestado que aún cuando dicha relación exista, ésta no siempre es lineal, positiva ni constante, ni tampoco una refleja a la otra (Ostfeld y LoGiudice, 2003; Smith y Knapp, 2003; Cortina *et al.*, 2006; Sutton-Grier *et al.*, 2010). Además, considerando que las funciones son procesos que ocurren a través del tiempo y que los sistemas de referencia han pasado por diferentes estados y procesos a lo largo de su historia (White y Walker, 1997), es difícil medir la equivalencia funcional, ya que sería necesario conocer las funciones más relevantes que se deben intervenir en un ecosistema y evaluarlas en diferentes periodos, tanto en los sistemas de referencia como en los sitios restaurados. Aunado a lo anterior, se ha comprobado que los ecosistemas que han sido perturbados pueden expresar estados diferentes a los esperados con una visión lineal de la sucesión ecológica, que no necesariamente son secuenciales (Hobbs y Norton, 1996; Young, 2000; Cortina *et al.*, 2003; Suding *et al.*, 2004; Rodríguez-Trejo, 2006), haciendo aún más compleja la selección de los atributos funcionales en un sistema de referencia

Tomando en cuenta que la estructura del ecosistema es una condición puntual en el tiempo (Zedler y Lindig-Cisneros, 2000), que abarca atributos como la composición de la comunidad y la forma en la que los organismos están organizados y que generalmente no varían en períodos de unos pocos años o hasta una década, que es con frecuencia la duración de los proyectos de restauración (Palmer *et al.*, 1997; Zedler y Lindig-Cisneros, 2000; Cortina *et al.*, 2006; Menninger y Palmer, 2006; Sutton-Grier *et al.*, 2010), establecer como meta a igualar a la estructura del ecosistema de referencia, es más práctico, determinando qué atributos estructurales son útiles para evaluar los sitios de restauración y valorar si existe una equivalencia estructural de la comunidad restaurada con la de referencia. Además de que, cuando sea posible la repetición sistemática de esta evaluación, es decir el monitoreo, permitiría comparar aquéllos atributos funcionales que tengan una relación directa o de causa y efecto con los atributos estructurales.

En la práctica, la estrategia institucional más utilizada para la recuperación de sitios perturbados ha sido la reforestación, que consiste en la reintroducción de una o dos especies, frecuentemente arbóreas, que naturalmente no podrían establecerse por sí solas, y que generalmente son especies con alguna importancia económica (Bradshaw, 1984; Allen, 1997; King y Keeland, 1999; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004). Sin embargo, en múltiples ocasiones se ha registrado una baja supervivencia de las plántulas de árboles, debido a las condiciones ambientales adversas, por lo que no se logra el objetivo principal, que es aumentar la cobertura arbórea (King y Keeland, 1999; Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004). Además, en estas plantaciones forestales se corre el riesgo de que se conviertan en monocultivos con una diversidad de especies, sin que sea posible conseguir la equivalencia estructural, ya que la cobertura arbórea por si misma no asegura un aumento en la riqueza y composición de especies (Allen, 1997; Hubell, 2006). Allen (1997) menciona que aún cuando las reforestaciones pueden llegar a ser sitios con alta diversidad en el largo plazo, podrían establecerse estrategias menos costosas y más efectivas desde el inicio, con la finalidad de obtener bosques con mayor diversidad y con apariencia más natural.

En este sentido, existen algunos mecanismos ecológicos que pueden ser útiles para alcanzar la equivalencia estructural. Uno de ellos es la facilitación, la cual consiste en que una planta aporte a otra las condiciones necesarias para su establecimiento (Conell y Slatyer, 1977; Ashton *et al.*, 1997; Parrota *et al.*, 1997; Carrillo-García *et al.*, 1999; Young *et al.*, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007; Bruno *et al.*, 2007; Brooker *et al.*, 2008). De esta forma el uso de plantas nodrizas o facilitadoras acelera el proceso natural de sucesión ecológica, favoreciendo el establecimiento de especies que bajo las condiciones iniciales no podrían lograrlo (Callaway *et al.*, 1996; Ashton *et*

al., 1997; Holl, 1999; Castro *et al.*, 2002). Esto se ha probado con especies de arbustos que favorecen el establecimiento de otras plantas bajo su dosel (Ashton, 1997; Carrillo-García *et al.*, 1999; Bonfil *et al.*, 2000; Zanne y Chapman, 2001; Holl, 2002; Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Baumeister y Callaway, 2006; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007; Aerts *et al.*, 2007; Blanco-García, 2010), comúnmente con especies leguminosas arbustivas (Bradshaw *et al.*, 1982; Bradshaw, 1984; Cruz-Cisneros y Valdés, 1991; Ashton *et al.*, 1997; Carrillo-García *et al.*, 1999; Monroy-Ata *et al.*, 2007). No obstante, en las prácticas tradicionales de reforestación se ha calificado la presencia de arbustos en sitios a reforestar como negativa, debido a que podrían competir con las plántulas reintroducidas, por lo que la mayoría de las veces se eliminan o se hacen las plantaciones alejadas de los manchones naturales de arbustos (Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Aerts *et al.*, 2007). Otros autores también han criticado su uso porque pueden favorecer el establecimiento de especies invasoras, o impedir el establecimiento de especies nativas al aumentar la competencia interespecífica (Maron y Connors, 1996; Callaway y Walker, 1997; Titus y del Moral, 1998).

Por otro lado, para restaurar un ecosistema que ha sido dañado o perturbado es necesario que exista una fuente de propágulos que sirva como banco natural de semillas, y de mecanismos de dispersión, que eventualmente garanticen la colonización de nuevos sitios (Parrota *et al.*, 1997; Honnay *et al.*, 2002). La dispersión de los propágulos dependerá de la presencia y vagilidad de fauna silvestre dispersora, y de la existencia de corredores que faciliten su desplazamiento (Holl y Lulow, 1997; Parrota *et al.*, 1997; Huxel y Hasting, 1999; Wijdeven y Kuzee, 2000; Honnay *et al.*, 2002). Otro aspecto determinante para la dispersión es la distancia a la que se encuentre el área en restauración de la fuente de propágulos. Varios estudios muestran que a mayor distancia, menor será el número de especies que sean capaces de colonizar nuevos ambientes (Parrota *et al.*, 1997; Duncan y Duncan, 2000; Zanne y Chapman, 2001). Por lo tanto, en los proyectos de restauración ecológica, se debe considerar la distancia a la fuente de propágulos para favorecer su colonización.

Con la finalidad de determinar si el uso de especies facilitadoras en sitios restaurados favorece el reestablecimiento de la estructura de la comunidad del sotobosque en un bosque templado, se evaluó la riqueza y composición de especies vegetales en un sitio en restauración, en siete plantaciones forestales de diferentes edades, y en dos sistemas de referencia (bosques secundarios de oyamel y pino-encino). Posteriormente, se determinó la similitud, en términos de composición de especies, con los sistemas de referencia, los cuales se consideraron también como fuente de propágulos. Se esperaba que el sitio en restauración tuviera un mayor número de especies y que

fuera estructuralmente más similar a los ecosistemas de referencia que los sitios que sólo se han reforestado.

El modelo de estudio fue un sitio en proceso de restauración de cinco años de edad, en el que al inicio del experimento se sembraron semillas de *Lupinus elegans* (planta nodriza) y se plantaron individuos de *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* y *Abies religiosa*, y en el que estudios previos indican un aumento en la riqueza de especies respecto a las condiciones iniciales del área de estudio (Blanco-García y Lindig-Cisneros, 2005; Blanco-García, 2010). *L. elegans* es una leguminosa nativa, arbustiva, que se encuentra de forma natural en bosques de pino, pino-encino y coníferas de la Sierra Madre Occidental de México y el Eje Neovolcánico Transversal que presentan algún grado de disturbio, principalmente en donde se ha cambiado el uso de suelo a actividades agropecuarias (Sánchez, 1980; Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007).

Método

Descripción del sitio de estudio. La Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP) se encuentra al centro-oeste del estado de Michoacán, México, con un rango de altitud de 1800 a 3200 m.s.n.m., una temperatura promedio mensual anual de 15.1°C, y una precipitación promedio anual de 1200 mm. El área de estudio se ubica en la localidad San Nicolás, en el noreste de la comunidad, en donde existen pastizales inducidos o tierras agrícolas abandonadas, así como plantaciones de pino hechas por la propia comunidad. En las zonas que no han sido perturbadas existen fragmentos de bosque de pino-encino, bosque de coníferas y bosque de oyamel. *Lupinus elegans* se encuentra naturalmente en los alrededores del sitio, principalmente en zonas que han sufrido algún tipo de disturbio.

Diseño experimental. Se eligieron siete plantaciones forestales de diferentes edades (4, 5, 6, 8, 10, 12 y 20 años de edad) de *Pinus pseudostrobus* y *P. montezumae* realizadas por la CINSJP y seleccionadas por ser las de mayor tamaño en el área de estudio. En septiembre de 2009 se evaluó la riqueza de especies herbáceas, arbustivas y arbóreas (plántulas e individuos adultos) muestreando 10 puntos aleatorios de 1 m² en cada sitio de estudio. También se evaluó la riqueza de especies en el sitio de restauración, establecido en junio de 2004; en el cual se sembraron semillas de *L. elegans* y se plantaron plántulas de *P. pseudostrobus*, *P. montezumae* y *Abies religiosa* (Blanco-García, 2010). Como sistemas de referencia se eligieron los dos remanentes de bosque más cercanos a los sitios estudiados: un bosque de pino-encino con un área de 12 ha, y un bosque de oyamel con un área de 360 ha y se determinó la riqueza de especies de ambos. Cabe señalar que en el estado de Michoacán, los bosques templados han sido manejados por cientos de años, por lo que actualmente

sólo existen bosques secundarios (vegetación arbórea que se establece después de que la vegetación original ha sido eliminada; son el resultado de la sucesión vegetal secundaria). Por lo tanto, los sistemas de referencia fueron elegidos no por su pasado histórico, sino por su estado relativamente conservado, con base en su estructura. También se muestreó un campo de cultivo abandonado cercano tanto al remanente de bosque de pino-encino como al sitio en restauración, considerándolo como el estado inicial de las plantaciones y del sitio en restauración (Fig. 1).

Se tomaron ejemplares de especies no identificadas en el sitio, y también de aquellas que no habían sido reportadas en listados florísticos de la zona, para su posterior identificación. De acuerdo con la literatura y con el número de veces que aparecieron en cada sitio, las especies se clasificaron en aquellas que aparecieron con mayor frecuencia en cada sistema de referencia y que han sido descritas para estos ecosistemas (en al menos 4 de 10 puntos de muestreo); en especies que aunque no se presentaron en al menos cuatro puntos de muestreo, se reportan en dos o más fuentes bibliográficas como características para los sistemas de referencia o ecosistemas similares, y en especies de malezas exóticas (aquellas que de acuerdo a dos o más fuentes bibliográficas, se consideran malezas introducidas o no nativas). Con la finalidad de evaluar la similitud de los estratos de la comunidad, se hizo una clasificación de las especies por formas de vida, agrupándolas en especies herbáceas (anuales y perennes), arbustivas y arbóreas. Con esta información se realizaron gráficas de dispersión para determinar el número de especies de cada estrato que se encuentra en cada sitio de estudio.



Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios dentro del área de estudio. Plantaciones de 20 años (P20), 12 años (P12), 10 años (P10), 8 años (P8), 6 años (P6), 5 años (P5), 4 años (P4), sitio de restauración (R), y cultivo abandonado (C). Modificada de Google Earth, 2010.

Análisis estadísticos. Para conocer si fue suficiente el esfuerzo de muestreo, se realizaron análisis de rarificación y pruebas comparativas con el promedio de especies esperadas y con el estimador Chao 1 utilizando el programa Estimate S (Colwell, 2005). El estimador Chao 1 se basa en las especies raras, es decir, las que aparecen una o dos veces en las unidades de muestreo, y por medio de estas se obtiene una estimación de las especies potenciales de cada sitio (Chao *et al.*, 2005).

Para evaluar la equivalencia estructural de los sitios se realizaron análisis de estadística multivariada con base en la riqueza y composición de especies con los paquetes R (R Development Core Team, 2009) y BioDiversity Pro (McAleece, 1997). Los análisis de estadística multivariada son útiles cuando se tienen varias variables aleatorias y se quieren evaluar simultáneamente, para clasificarlas, agruparlas o discriminarlas de acuerdo con la variación entre estas (Manly 1986; Hewson, 2009). En el presente estudio se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico utilizando el índice de similitud Jaccard (presencia-ausencia de especies) para evaluar cuáles sitios son más similares en términos de especies compartidas (Manly, 1986; van Tongeren, 1995).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando la abundancia, que se consideró como la frecuencia de parcelas de cada sitio que presentó cada una de las especies vegetales. El PCA permite reducir las variables a un número pequeño (los componentes principales) definidos por combinaciones lineales de las variables originales (Manly, 1986; Crawley, 2007).

Con el objetivo de evaluar la relación entre la distancia a la fuente de propágulos y la riqueza de especies, se realizó una prueba de Mantel, utilizando sólo a las especies que se presentaron en al menos cuatro puntos de muestreo de los sistemas de referencia. Esta prueba sirve para comparar una matriz de distancia ambiental (en este caso la distancia geográfica) con una matriz de distancia ecológica (disimilitud, 1- similitud) y encontrar si existe una correlación entre estas dos matrices (Manly, 1986).

Resultados

Se registró un total de 142 especies en los sitios evaluados, de las cuales se identificaron hasta el nivel de especie 126. De acuerdo con los análisis de rarefacción y los promedios esperados estimados, el sistema de referencia bosque de pino-encino (PQ) fue el que tendría teóricamente un mayor número de especies, con un estimado de 69 especies, seguido por el sitio en restauración (R) con 61 especies, la plantación de 12 años de edad con 54 especies (P12) y el sistema de referencia bosque de oyamel con 51 especies (Ar). El resto de las plantaciones presentaron menos de 44 especies, incluyendo al campo de cultivo abandonado. Sin embargo, el bosque de pino-encino y el sitio en restauración se distinguieron de todos los demás por su riqueza de especies (Fig. 2).

De acuerdo con el estimador Chao 1, el muestreo de 10 parcelas de 1m² por sitio, fue suficiente para las plantaciones jóvenes y el sitio en restauración, ya que se registraron más del 65% de las especies que están potencialmente presentes. Sin embargo, en las plantaciones de 12 y 20 años y en los dos sistemas de referencia se muestreó sólo el 44-65% de las especies potencialmente presentes.

De las 126 especies identificadas, 38 fueron clasificadas como especies de malezas exóticas, 20 como especies presentes en al menos cuatro puntos de muestreo de los sistemas de referencia Ar y PQ respectivamente, 38 especies reportadas para Ar y 63 reportadas para PQ, de acuerdo con los listados florísticos del área de estudio (Villaseñor y Espinosa 1998; Medina *et al.*, 2000; Calderón y Rzedowski, 2001; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2008); en estos dos últimos grupos hubo especies reportadas para ambos tipos de bosque, por lo que fueron consideradas en los dos (Fig. 3). El bosque de oyamel (Ar) presentó pocas malezas y un porcentaje mayor de especies características de este tipo de vegetación, lo cual indica que está conservado y que por lo tanto, fue un buen

sistema de referencia. El bosque de pino-encino (PQ) presentó un porcentaje elevado de malezas exóticas y de especies características de estos bosques, por lo que se consideró que tiene una gran influencia de los sitios circundantes. En el sitio en restauración (R) se registró el mayor número de especies de malezas exóticas, seguido por la plantación de 12 años (P12); mientras que en la plantación más vieja (P20) se registró el menor porcentaje de malezas entre las plantaciones. En general, las plantaciones más cercanas geográficamente a los sistemas de referencia, fueron las que presentaron el mayor porcentaje de especies características para cada tipo de vegetación (Figs. 1 y 3). Sin embargo, es importante resaltar que P20 y P12, aún cuando no se encuentran geográficamente cercanas a PQ, presentaron el mayor número de especies de este tipo de vegetación.

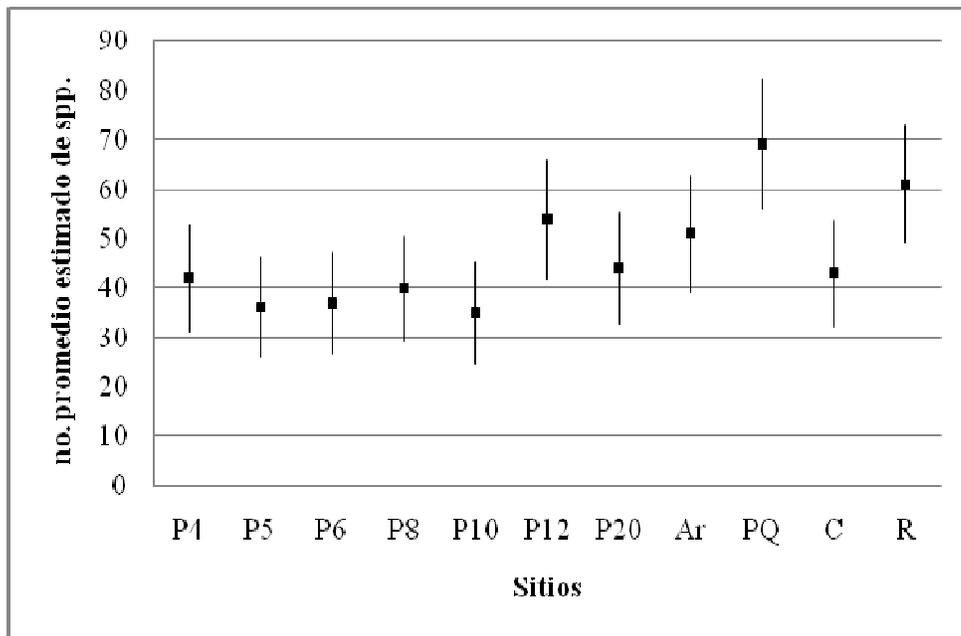


Figura 2. Comparación de los promedios estimados, obtenidos a partir de las curvas de rarefacción (Sobs (Mao Tau), Sobs 95% límite superior y Sobs 95% límite inferior); plantaciones de 4 (P4), 5 (P5), 6 (P6), 8 (P8), 10 (P10), 12 (P12) y 20 años (P20); sitio de restauración (R), cultivo abandonado (C), Bosque de *Abies religiosa* (Ar) y bosque de *Pinus sp.-Quercus sp.* (PQ).

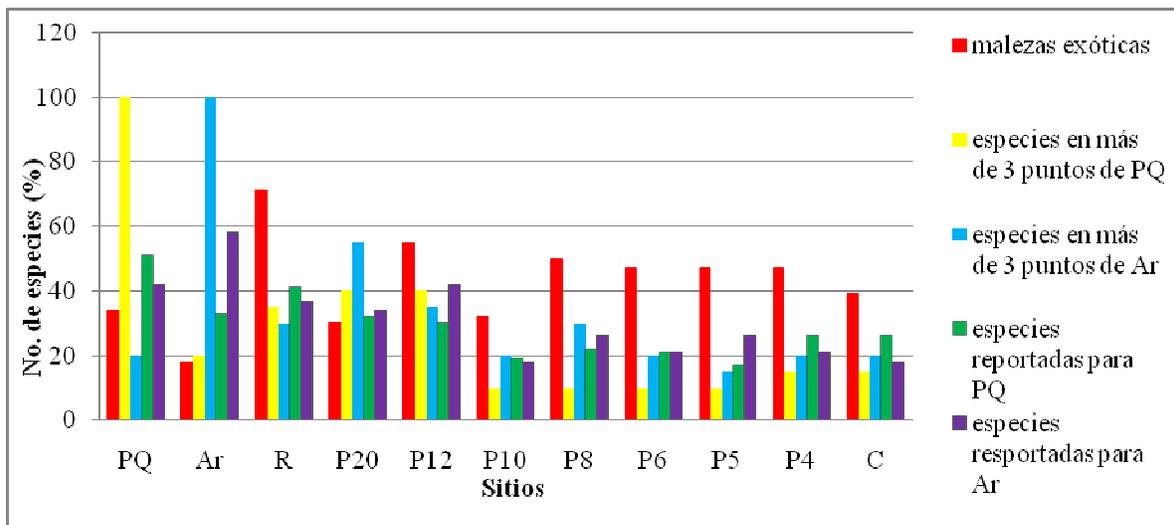


Figura 3. Clasificación de especies encontradas en los sitios estudiados. Especies clasificadas en los sistemas de referencia de acuerdo con Medina *et al.*, 2000; Calderón y Rzedowski, 2001.

Se realizó una segunda clasificación de las especies de acuerdo con su forma de vida, dividiéndolas en tres grupos: hierbas perennes y anuales, arbustos y árboles. Los resultados muestran que los sotobosques de los sistemas de referencia (Ar y PQ) presentaron una gran proporción de especies de hierbas perennes y anuales y algunas de arbustos y árboles. Al comparar los grupos de especies de los sitios de estudio con los sistemas de referencia, se observó que las plantaciones más viejas (P20 y P12) y el sitio en restauración (R) presentaron valores similares a Ar y PQ, lo que sugiere que hay una similitud en términos de estratos entre las comunidades. Por otro lado, las plantaciones jóvenes y el campo de cultivo abandonado (C) registraron cantidades similares de especies de cada forma de vida (Fig. 4A). En las figuras 4B y 4C, se observa la cercanía de los sitios con respecto al número de especies presentes de cada forma de vida. Con base en las especies herbáceas y arbustivas, los sitios que se distinguieron fueron el bosque de pino-encino (PQ) y el sitio en restauración (R); el resto de los sitios (incluyendo al bosque de oyamel Ar) presentaron cantidades similares tanto de hierbas como de arbustos (4B). Respecto al número de especies arbóreas, el único sitio que presentó un mayor número de árboles fue el bosque de pino-encino, lo cual lo diferencia del resto de los sitios (4C). El campo de cultivo abandonado se encontró muy cercano al bosque de oyamel (Ar) respecto a especies de hierbas y arbustos; lo anterior obliga a no sólo considerar la regeneración de los estratos de la comunidad, sino también la composición de cada uno de ellos para poder evaluar la equivalencia estructural de los sitios.

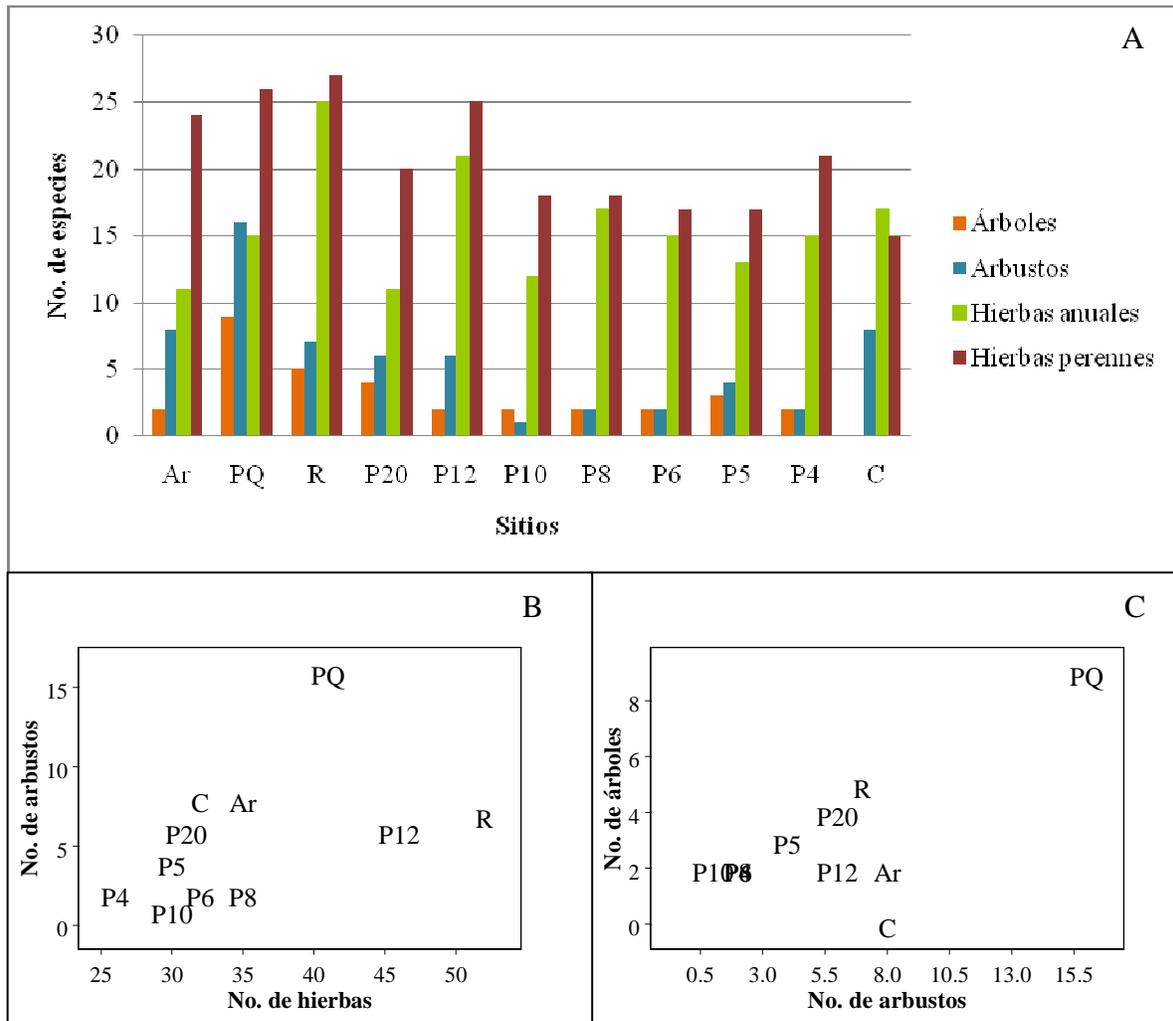


Figura 4. Clasificación de especies por forma de vida para evaluar la similitud en términos de estratos de la comunidad. A) Frecuencia absoluta de las formas de vida en cada sitio de estudio. B) comparación de los sitios respecto al número de especies de hierbas y arbustos. C) Comparación de los sitios respecto al número de especies de arbustos y árboles.

Para conocer la similitud en términos de composición de especies, se realizó el análisis de agrupación por el método jerárquico utilizando el índice de similitud de Jaccard. De acuerdo con el dendrograma obtenido (Fig. 5), las plantaciones más jóvenes (P10, P8, P6, P5, P4) fueron agrupadas con el campo de cultivo abandonado (C), mientras que la plantación de 20 años (P20) y los sistemas de referencia (Ar y PQ) se ubicaron en otro grupo. El sitio en restauración (R) formó un subgrupo con la plantación de 12 años (P12), dentro del grupo de las plantaciones jóvenes; sin embargo R y P12 sólo compartieron un 40% de especies con el resto de las plantaciones.

En el análisis de componentes principales (PCA) se obtuvieron tres índices que representan el 83% de la variación total de la muestra de datos (PC1- 38%; PC2- 28%; PC3-17%). El primer índice (PC1) se asoció con las especies de malezas exóticas, ya que presentó correlaciones positivas con más de la mitad de éstas especies. El segundo componente (PC2) se relacionó con las especies características de los sistemas de referencia o de ecosistemas similares, de acuerdo con la literatura (ANEXO 1) (Villaseñor y Espinosa 1998; Medina *et al.*, 2000; Calderón y Rzedowski, 2001; Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2008), debido a que presentó una correlación positiva con la mayoría de éstas especies y correlaciones negativas con las malezas. El tercer componente (PC3) se definió por las especies que son reportadas como específicas para los sistemas de referencia o con especies arbustivas, ya que presentó correlaciones positivas sólo con éstas especies. En la figura 6 se muestra la influencia de cada uno de los componentes sobre los sitios de estudio. El PC1 agrupa a las plantaciones jóvenes con el sitio en restauración (R) y al campo de cultivo abandonado (C), mientras aleja a los sistemas de referencia (Ar y PQ) y a la plantación más vieja (P20) (6B). El PC2 aleja a P12, P20 y R del resto de las plantaciones, pero acerca a PQ a las mismas (6C). El PC3 solo agrupa a las plantaciones jóvenes con el campo de cultivo abandonado (6D).

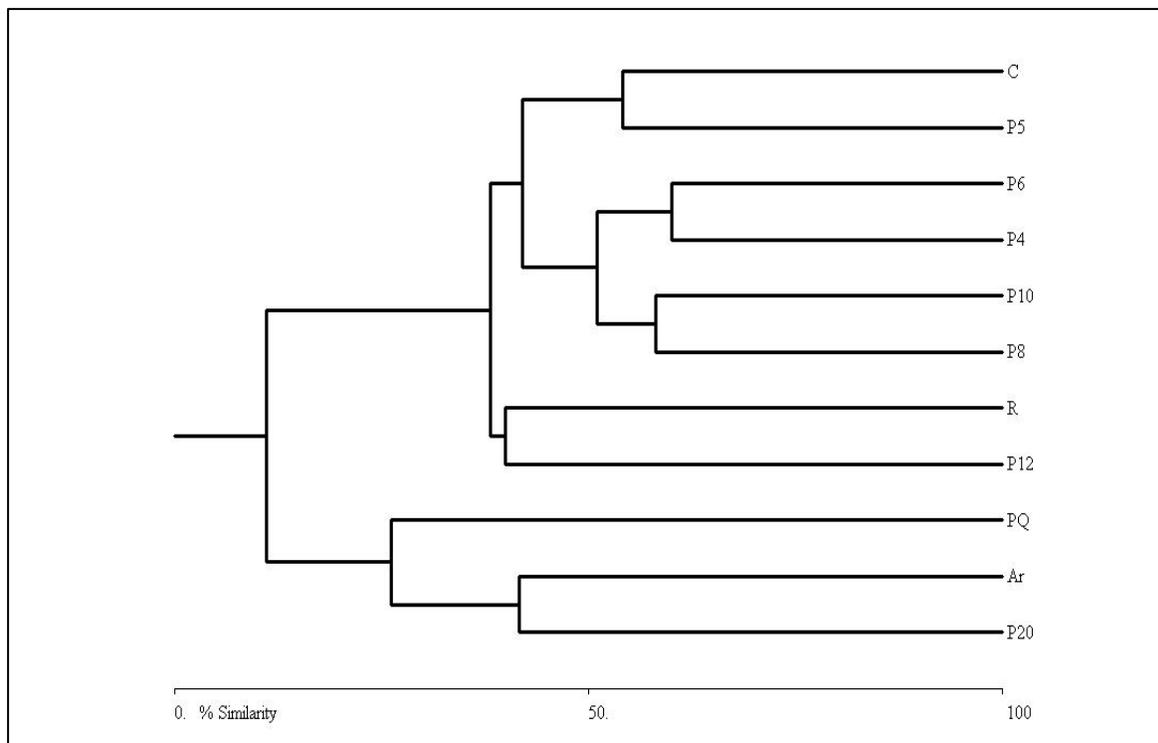


Figura 5. Dendrograma de análisis de agrupamiento por el método jerárquico utilizando el índice de Jaccard para la comparación de los sitios evaluados.

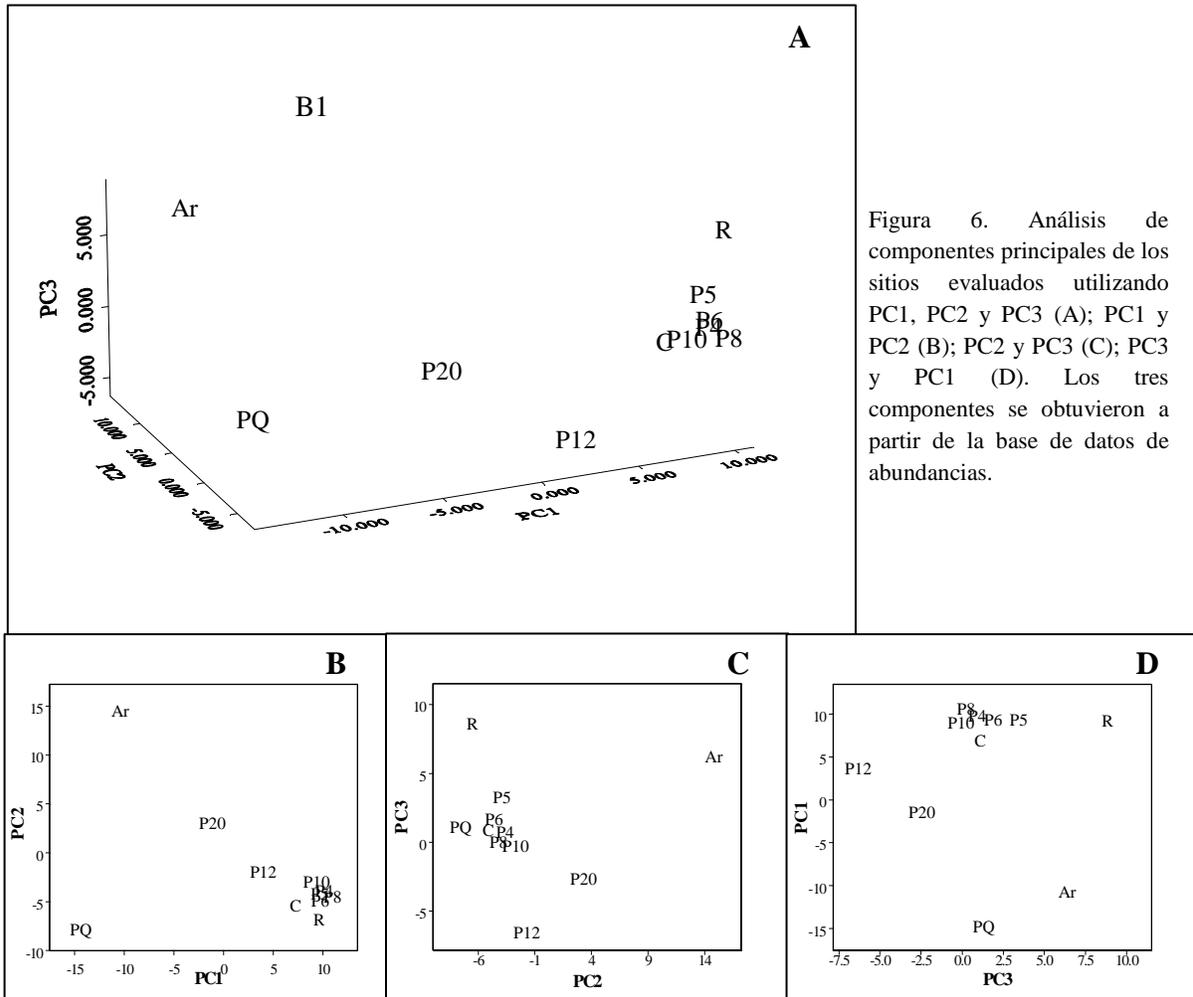


Figura 6. Análisis de componentes principales de los sitios evaluados utilizando PC1, PC2 y PC3 (A); PC1 y PC2 (B); PC2 y PC3 (C); PC3 y PC1 (D). Los tres componentes se obtuvieron a partir de la base de datos de abundancias.

Para conocer si existía una relación entre la distancia espacial y la similitud estructural de los sitios, se realizaron pruebas de Mantel. Se utilizaron las especies del interior de los sistemas de referencia Ar y PQ y se graficó la distancia geográfica (a partir de la medición directa de la distancia en metros) contra la distancia ecológica (1-similitud, obtenida a partir de la matriz de disimilitud que muestra que tan alejados están los sitios respecto a su composición de especies) (Figs. 7A y 7B). Se observó que existe una relación directa entre la distancia y la disimilitud respecto al sistema de referencia Ar, esto es, a menor distancia geográfica mayor similitud y a mayor distancia geográfica menor similitud ($r= 0.47$; $P= 0.01$). No hay una relación entre la distancia geográfica y la distancia ecológica ($r= 0.02$; $P= 0.39$) respecto al sistema de referencia PQ.

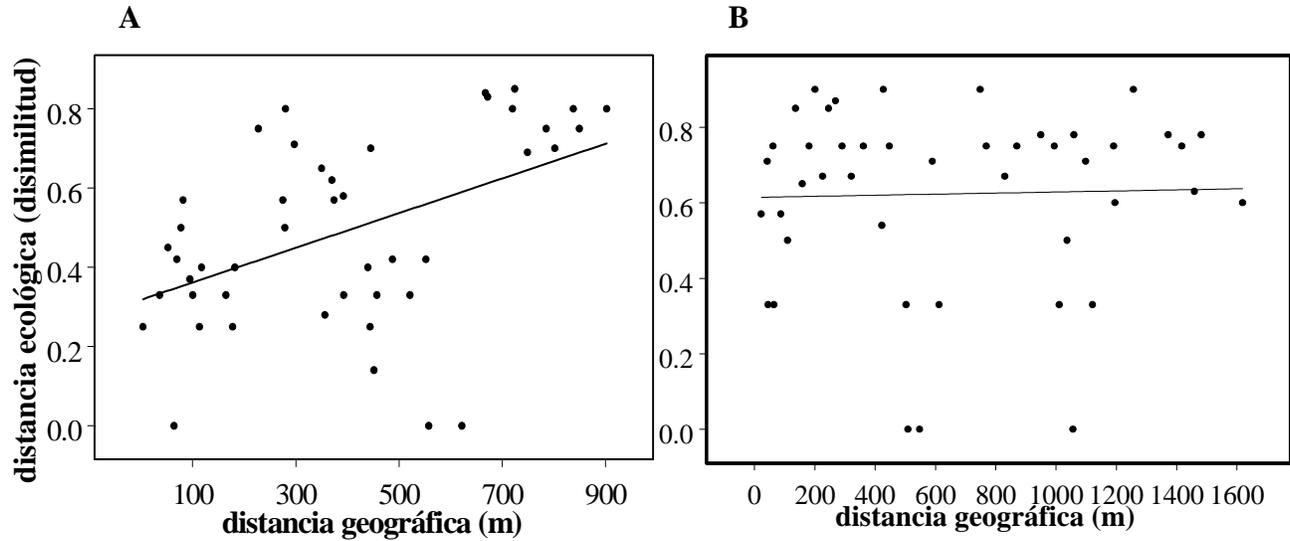


Figura 7. Análisis de Mantel para relacionar la distancia ecológica (1-similitud) y la distancia geográfica, para los sitios evaluado considerando sólo a las especies que se presentaron en al menos 4 puntos de muestreo de los sistemas de referencia Ar (A) y PQ (B).

Discusión y Conclusiones

Los resultados muestran que las reforestaciones de menos de 10 años no presentan un aumento significativo en la riqueza de especies, ni tampoco una recuperación de la composición florística del sotobosque (especies herbáceas y arbustivas), tal como ha sido reportado en otros sistemas (Allen, 1997; King y Keeland, 1999; Hubbell, 2006). Así mismo, la utilización de especies vegetales facilitadoras favoreció el establecimiento de especies del sotobosque más rápidamente, como se ha reportado para otros ambientes (Bradshaw *et al.*, 1982; Ashton, 1997; Holl, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). Se comprobó que con el uso de *L. elegans* hay un incremento en la riqueza de especies en menor tiempo que en las plantaciones forestales donde toma el doble de tiempo alcanzar una riqueza equivalente. Sin embargo, las plantaciones más viejas resultan más parecidas a los sistemas de referencia que el sitio en restauración en términos de los estratos y la composición de especies, por lo que estructuralmente están más cerca de ser equivalentes a los sistemas de referencia.

La estructura de los sistemas de referencia se pudo establecer con base en la clasificación de especies, concluyendo que el sistema de referencia bosque de oyamel (Ar) es un buen modelo por el bajo número de especies de malezas y por la presencia de especies reportadas como específicas de este tipo de ecosistema. Por otra parte, el sistema de referencia bosque de pino-encino (PQ) registró un gran número de malezas exóticas, además de las especies nativas y características de este tipo de vegetación. De acuerdo con el índice de Chao 1, el esfuerzo de muestreo para el bosque de pino-

encino pudo ser insuficiente, ya que sólo se registró el 44% de las especies que pueden estar en este sitio, ya que el número proyectado total fue de 156 especies. Tomando en cuenta que el índice de Chao se basa en las especies raras (Chao *et al.*, 2005), el bosque de pino-encino presentó 39 especies raras, es decir el 60% del total. La mayoría de estas especies fueron clasificadas como características de los sistemas de referencia, sin embargo sólo se presentaron en uno o dos puntos de muestreo, lo que sugiere que PQ puede estar en proceso de regeneración, al igual que el resto de los sitios.

Aunado a lo anterior, el hecho de que en una primera evaluación de especies realizada en 2005 en el bosque de pino-encino cuando estaba rodeado de áreas desprovistas totalmente de vegetación formadora de dosel, se hayan registrado sólo 37 especies (Blanco-García, 2010), y que en la evaluación de 2009 se hayan registrado 67, muestra un aumento en la riqueza del sitio, lo que puede deberse a que la restauración y las plantaciones de 5 y 6 años, adyacentes al sistema de referencia, están favoreciendo el movimiento de las especies vegetales, al brindarles sitios seguros de establecimiento y sitios de percha y refugio a la fauna dispersora. Blanco-García (2010) reporta que a un año de haber sido montado el sitio en restauración, *Crataegus pubescens* (especie arbórea, característica de claros de bosque de pino-encino), se encontró en la restauración, y no en el remanente de pino-encino. En este último muestreo *C. pubescens* ya se registró en PQ, lo que sugiere que el sitio en restauración y las plantaciones adyacentes están facilitando la dispersión de especies. Otros estudios reportan que, al haber un parche de vegetación a corta distancia de las fuentes de propágulos, hay un aumento en la riqueza de especies (Parrota *et al.*, 1997; Zanne y Chapman, 2001).

El hecho de que el sitio en restauración (R) presente una gran riqueza de especies vegetales, pero en términos de composición y estratos de la comunidad no fuera tan similar al sistema de referencia, se atribuye a las especies de malezas que se encuentran en él. Esto se explica porque el efecto facilitador de las leguminosas no sólo favorece a especies nativas, sino también a especies de malezas exóticas que pueden tener un comportamiento invasor. Algunas leguminosas aumentan la concentración de nitrógeno disponible en el suelo formando islas de fertilidad; además, al brindar sombra, aumentan la humedad del suelo, disminuyen las temperaturas del aire y del suelo y protegen contra depredadores (Bradshaw, 1984; Callaway, 1995; Maron y Connors, 1996). Estas islas no son selectivas, es decir, pueden beneficiar a muchas especies capaces de colonizar los sitios, al proporcionar condiciones más favorables. Las malezas tienen grandes requerimientos de recursos incluyendo al nitrógeno, por lo que se convierten en especies muy abundantes en estos sitios (Maron y Connors, 1996). En un estudio previo, en el cual se evaluó la concentración de nitrógeno

disponible del sitio en restauración en 2004-2006, se encontró un aumento en la concentración de este nutriente en parcelas con *L. elegans*, lo que sugiere que el aumento en la riqueza de especies puede deberse a esta mayor disponibilidad del recurso (Blanco-García, 2010). Además, el sitio en restauración tiene un pasado agrícola, y por esta condición ya se esperaba que presentara un número elevado de malezas exóticas (Blanco-García, 2010).

En las dunas costeras de California, se encontró que *Lupinus arboreus* aumentó la concentración de nitrógeno en el suelo y proporcionó sombra, facilitando la invasión por malezas exóticas y disminuyendo las poblaciones de especies nativas; lo que se debe a que las especies nativas de esta zona están adaptadas a concentraciones limitadas de nitrógeno y a la exposición directa a la radiación solar (Maron y Connors, 1996). En los depósitos de lava y zonas aledañas del volcán Santa Helena (Washington, EUA), *Lupinus lepidus* disminuyó las poblaciones de dos especies invasoras en el primer año; sin embargo, dentro de los manchones de lupinos en años subsecuentes, éstas especies crecieron mucho y aumentaron su supervivencia, lo que permitió concluir que *L. lepidus* presenta un efecto inhibitorio en el primer año, en el segundo facilitador y después de su muerte favorece aún más el establecimiento de especies invasoras (Wood y del Moral, 1987; Morris y Wood, 1989). Con base en lo anterior, el efecto de *L. elegans* puede ser similar, facilitando el establecimiento de especies características de los sitios de referencia seleccionados y al mismo tiempo a las malezas exóticas.

Sin embargo, las malezas exóticas pasaron de estar presentes en el sitio de restauración en un 100% de los puntos de muestreo en 2005, a un 46% en 2009, lo que puede deberse al agotamiento del banco de semillas proveniente del campo agrícola; por lo tanto se puede esperar que en el futuro las malezas serán desplazadas por especies del bosque, acercándolo más a la composición de un bosque natural. Parrota *et al.* (1997), mencionan que al plantar especies de vida corta y capaces de establecerse en sitios degradados durante el manejo silvícola de los bosques, se espera una mezcla de especies de bosque con especies introducidas, y con el paso del tiempo ocurrirá un reemplazo de éstas últimas, formando un bosque secundario muy diverso, ya que al cambiar las condiciones microclimáticas por el efecto de las plantaciones (mayor cantidad de sombra, humedad y materia orgánica), se incrementa la complejidad estructural de la comunidad. Esto es lo que gradualmente se espera que ocurra en la restauración, tanto con las especies de malezas como con *L. elegans*.

El análisis de agrupamiento muestra que en términos de riqueza de especies, la restauración comparte un mayor número de especies con la plantación de 12 años que con el resto de los sitios (50%), a pesar de que sea cercana a las plantaciones jóvenes (similitud del 40%). Sin embargo, el

que R forme un grupo aparte con P12, indica que los procesos mediante los cuales han alcanzado dicha riqueza son parecidos, aún cuando P12 le duplique la edad. Respecto a los sistemas de referencia, la única plantación que es más cercana a éstos es la plantación de 20 años, y de hecho, es más similar al bosque de oyamel. Esto se debe a que es adyacente a Ar y a que P20 se encuentra en una ladera que presenta las características necesarias para que se establezca este tipo de vegetación (protegida de la acción del viento, con pendiente inclinada y humedad alta) (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1988). Por el contrario, las plantaciones P12 y P10 aún cuando geográficamente están cercanas a Ar, no son similares a éste, lo cual puede ser porque no se encuentran en sitios con características del medio físico específicas de un bosque de oyamel.

El análisis de componentes principales mostró las diferencias entre los sitios, con base en la frecuencia en la que se presentaron las especies en los mismos. Las malezas exóticas nuevamente tienen una gran influencia en la similitud de éstos, ya que son las que tienen una carga mayor sobre el componente que aporta la mayor variación sobre la muestra (PC1- 38%), y es éste el que acerca al sitio de restauración a las plantaciones jóvenes, lo que puede deberse a su pasado agrícola. Sin embargo, el segundo componente, que tiene una carga mayor de especies nativas, aleja a R de los sitios jóvenes, ya que presentó un mayor número de nativas, lo cual se puede deber al efecto facilitador de *L. elegans* que brinda nuevos sitios de establecimiento que antes no existían. De acuerdo con este análisis, el sitio en restauración no es cercano a la plantación de 12 años (P12), como sí muestra el dendograma, lo cual puede ser porque, aunque presentan una riqueza de especies similar las especies que se encuentran en cada uno de estos sitios, no son las mismas ni se presentan con la misma frecuencia; lo mismo ocurre con respecto a los sistemas de referencia, aún cuando R sea adyacente a PQ.

Respecto a la distancia a la fuente de propágulos sólo se encontró una relación con respecto al bosque de oyamel, que puede deberse al tamaño de este sistema de referencia (360 ha), ya que al ser un ambiente mejor conservado y de dimensiones mayores, funciona como fuente de propágulos para los demás sitios. Varios artículos reportan que un ecosistema poco fragmentado conserva su estructura y funciones, permitiendo su continuidad (Bell *et al.*, 1997; Sisk *et al.*, 1997; Bender y Fahrig, 2005). Y si al contrario, el tamaño de estos hábitats se va reduciendo, se favorece el establecimiento de especies de vegetación secundaria, lo que aumenta la presencia de especies oportunistas más tolerantes a condiciones extremas (Sisk *et al.*, 1997; Laurance *et al.*, 1998; Mesquita *et al.*, 1999; Bender y Fahrig, 2005; Fletcher, 2005), lo cual parece ser el caso del bosque de pino-encino. Sin embargo, es importante aclarar que, aún cuando el bosque de oyamel sirva como fuente de propágulos, sólo los sitios que tengan las condiciones del medio físico específicas

para este tipo de vegetación (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1988), podrán llegar a ser similares a este sistema de referencia, como es el caso de la plantación de 20 años.

El hecho de haber utilizado atributos estructurales (en este caso, la riqueza y composición de especies) para evaluar los efectos de una restauración en la que se utilizó una especie facilitadora, y compararla con reforestaciones de diferentes edades, fue de gran utilidad, ya que permitió conocer el grado de recuperación de la composición de las comunidades vegetales, y así evaluar si estos sitios son equivalentes a los sistemas de referencia. Estos resultados pueden servir como guía para futuros estudios dirigidos a la evaluación de la equivalencia funcional. Además, se pudo comprobar que el uso de especies leguminosas para restaurar zonas que han sido deterioradas por diferentes factores, favorece la riqueza de especies. Sin embargo, para poder conseguir una equivalencia estructural, se requiere de más tiempo, aún cuando los resultados muestran que la sucesión vegetal se está acelerando con el uso de *L. elegans*.

CONCLUSIONES GENERALES.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo evidencian la importancia de la aplicación de las teorías y modelos ecológicos en los proyectos de restauración ecológica, ya que son la base para proponer objetivos y estrategias a seguir, de acuerdo con la información recabada de los ecosistemas de referencia, de las causas del disturbio y de los posibles escenarios futuros del sistema a restaurar.

Tomando en cuenta que una de las estrategias de restauración ecológica con mayor auge es la utilización de especies nativas como plantas nodrizas, es sin duda indispensable determinar las limitantes presentes en cada sitio para su establecimiento. En el caso de *L. elegans*, la mayor limitante fue la herbivoría por tuza de Nahuatzen (*Zygoeomys trichopus*), especie reportada como endémica y en peligro de extinción y que por esta razón no puede ser controlada. Por lo tanto, las condiciones idóneas para el establecimiento de *L. elegans*, aún en presencia de las tuzas, incluyen laderas con exposición Sur-Suroeste y Suroeste-Oeste, con pendientes inclinadas, con cobertura vegetal moderada y con suelos densos.

El uso de *L. elegans* como especies facilitadora se pudo evaluar, al comparar un sitio en proceso de restauración de cinco años de edad en el que se utilizó esta especie, con reforestaciones convencionales de diferentes edades, encontrando que en la restauración, aún cuando evidentemente se incrementa la riqueza de especies, la composición florística y formación de estratos no fueron similares a las de los sistemas de referencia. El sitio en restauración fue similar a una plantación de 12 años, por lo que se concluye que el uso de *L. elegans* acelera el proceso de recuperación de los ecosistemas degradados, ya que en la mitad de tiempo se obtiene una riqueza de especies similar a una reforestación que le duplica la edad. Sin embargo, el sitio en restauración presentó un gran número de especies de malezas, lo que se atribuyó a dos factores: al efecto de *L. elegans*, el cual no discrimina entre especies nativas y malezas exóticas, y al pasado agrícola del área de estudio. A pesar de esto, las especies nativas tienden a ser más dominantes que las malezas exóticas, ya que se observó un incremento en el número de especies nativas; por lo tanto, el sitio de restauración será más similar a los sistemas de referencia en composición de especies y formación de estratos en un menor tiempo que una reforestación convencional.

La elección de los sistemas de referencia con base en los atributos estructurales, en lugar de utilizar atributos funcionales, resultó ser una buena estrategia ya que permitió definir cuantitativamente el estado de los sistemas de referencia y después evaluar el desempeño que tienen tanto las plantaciones forestales convencionales como la restauración con la utilización de *L. elegans*.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R., A. Negussie, W. Maes, E. November, M. Hermy y B. Muys. 2007.** *Restoration of dry afro-montane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*.* Restoration Ecology. 15(1): 129-138.
- Allen, J. A. 1997.** *Reforestation of Bottomland Hardwoods and issue of woody Species Diversity.* Restoration Ecology. 5(2): 125-134.
- Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-García y R. Lindig-Cisneros. 2007.** *Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus elegans* Kunth plants, and effects on field survival.* Revista Fitogenética Mexicana. 30(002): 201-204.
- Alverson WS, Waller DM y Solheim SL. 1988** *Forest too deer: edge effects in Northern Wisconsin.* Conservation Biology 2:348–358.
- Ashton, P. M. S., S. J. Samarasinghe, I. A. U. N. Gunatilleke y C. V. S. Gunatilleke. 1997.** *Role of legumes in release of successional arrested grasslands in the Central Hills of Sri Lanka.* Restoration Ecology. 5(1): 36-49.
- Baumeister, D. y R. M. Callaway. 2006.** *Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plants species.* Ecology. 87(7): 1816-1830.
- Begon, M., Harper J.H. y Townsend. 1994.** *Ecology: Individuals, Populations and Communities.* Blackell Press, Londres.
- Bender, D. J. y L. Fahrig. 2005.** *Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation.* Ecology. 84(4): 1023-1033.
- Benítez-Malvido J. 1998.** *Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest.* Conservation Biology 12:380–389
- Blanco-García, A. y R. Lindig-Cisneros. 2005.** *Incorporating restoration in sustainable forestry management: using Pine-Bark mulch to improve native species establishment on *Tephra* deposits.* Restoration Ecology. 13(4): 703-709.
- Blanco-García, J. A. 2010.** *Restauración ecológica de bisques templados bajo diferentes condiciones de disturbio: desarrollo del dosel y sotobosque.* Tesis de Doctorado, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.
- Bonfil, C. S., H. Rodríguez y V. Peña. 2000.** *Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L.* Ciencia Forestal en México. 25(88): 88-108.

- Bradshaw, A. D., R. H. Marrs, R.D. Roberts y R. A. Skeffington. 1982.** *The creation of nitrogen cycles in derelict land.* Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences. 296: 559-563.
- Bradshaw, A.D. 1984.** *Ecological principles and land reclamation practice.* *Landscape Planning* 11:35-48.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C.L. Lortie, L.A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard y R. Michalet. 2008.** *Facilitation in Plant communities: the past, the present and the future.* *Journal of Ecology.* 96: 18-34.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz y M. D. Bertness. 2003.** *Inclusion of facilitation into ecological theory.* *Trends in Ecology and Evolution.* 18(3): 119-125.
- Calderón de R., G. y J. Rzedowski. 2001.** *Flora fanerogámica del Valle de México.* 2da edición. Insituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío y Comisión Nacional para el Conocimeinto y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 pp.
- Callaway, R. M. 1995.** *Positive interactions among plants.* *Botanical Review* 61(4): 306-349.
- Callaway, R. M., E. H. De Lucia, D. Moore, R. Nowak y W. H. Schlesinger. 1996.** *Competition and facilitation: contrasting effects of Artemisia tridentata on desert vs. montane pines.* *Ecology.*77(7): 2130-2141.
- Callaway R. M. y L. R. Walker. 1997.** *Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities.* *Ecology* 78(7): 1958-1965.
- Carabias, J., V. Arriaga y V. Cervantes. 2007.** *Las políticas públicas de la restauración ambiental en México: Limitantes, avances, rezagos y retos.* *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (80): 85-100.
- Carrillo-García A., J.-L. León de la Luz, Y. Bashanl y G.J. Bethlenfalvay. 1999.** *Nurse plants, Mychorrizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran desert.* *Restoration Ecology* 7(4): 321-335.
- Case, R. M. y B. A. Jasch. 1994.** *Pocket gophers.* En: S. Hygnstrom, R. Timm, and G. Larsen, eds. *Prevention and control of wildlife damage.* University of Nebraska Press, Lincoln, USA. B-17 - B-29.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, J.M. Gómez. 2002.** *Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in mediterranean mountains.* *Restoration Ecology.* 10 (2): 297-305.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004.** *Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: A 4-year study.* *Restoration Ecology* 12(3): 352-358.

- Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003.** *Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on survival and recruitment of seedling of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico.* Forest Ecology and Management 182: 387-402.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell y S. Tsung-Jen. 2005.** *A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data.* Ecology Letters 8: 148-159.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, L. Kaufman y A. E. Zanne. 1999.** *Potential causes of arrested succession in Kibale National Park, Uganda: growth and mortality of seedlings.* African Journal Ecology 37: 81-92.
- Clements, F.E. 1916.** *Plant succession.* Carnegie Institute Washington Publication 242. Washington, D.C.
- Clewell A.F. y Aronson, J. 2007.** *Ecological Restoration: principles, values, and structure of an emerging profession.* Island Press, USA.
- Colwell, R. K. 2005.** *Estimate S: Statiscal estimation of species richness and shared species from samples.* Versión 7.5. página en red: www.purl.oclc.org/estimate
- CONABIO, 2006.** *Capital Natural y Bienestar Social.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- 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.
- Cooke, J. A., y M. S. Johnson. 2002.** *Ecological restoration of land with particular reference to the mining of metals and industrial minerals: a review of theory and practice.* Environmental Reviews 10:41-71.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2008.** *Flora Ilustrado de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca.* Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D.F. México. 441pp.
- Cortina, J., F. T. Maestre, R. Vallejo, M. J. Baeza, A. Valdecantos y M. Pérez-Devesa. 2006.** *Ecosystem structure, function and restoration success: Are they related?.* Journal for Nature Conservation 14: 152-160.
- Crawley, M. J. 1997.** *Plant-herbivore dynamics.* Plant ecology (ed M. J. Crawley), pp. 401-474. Blackwell Science, Oxford.
- Crawley, M. J. 2007.** *The R Book.* Wiley Publishing.
- Cruz-Cisneros, R. y M. Valdés. 1991.** *Algunas características del hábitat y de nodulación de las plantas actinorrícicas del Valle de México.* Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 35: 49-61.
- De'Ath, G. y K. E. Fabricius.** *Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis.* Ecology 81(11): 3178-3192.

- DellaSala, D.A., A. Martín, R. Spivak, T. Schulke, B. Bird, M. Criley, C. van Daalen, J. Kreilick, R. Brown y G. Aplet. 2003.** *A Citizen's call for ecological forest restoration: Forest restoration principles and criteria.* Ecological Restoration 21(1): 14-23.
- Del-Val, E., Armesto, J. J., Barbosa, O. y Marquet, P. 2007.** *Effects of herbivory, patch size and fog water inputs on tree seedling survivorship in a cloud-dependent coastal rainforest in semiarid Chile.* Oecologia 153: 625-632.
- Dhillon, S. S. 1999.** *Environmental heterogeneity, animal disturbances, microsite characteristics, and seedling establishment in a Quercus havardii community.* Restoration Ecology 7(4): 399-406.
- Dobson, A. P., A. D. Bradshaw y A. J. M. Baker. 1997.** *Hopes for the future: Restoration Ecology and Conservation Biology.* Science 277: 515-522.
- Duncan, R. S. y V. E. Duncan. 2000.** *Forest Succession and distance from forest Edge in an Afro-tropical grassland.* Biotropica 32(1): 33-41.
- Dunn, D. B. 2001.** *Lupinus.* En: Flora Fanerogámica del Valle de México. G. R. Calderón de R. J. Rzedowski (eds) Instituto de Ecología, A. C. CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán. México. 290-300.
- Enciso, J., P. García-Fayos y A. Cerdà. 2000.** *Distribución del banco de semillas en taludes de carretera: efecto de la orientación y de la topografía.* Orsis 15: 103-113.
- Environmental Protection Agency (EPA). 1995.** *Rehabilitation and Revegetation en: Best Practice in Environmental Management in Mining.* Australian Federal Environment Department: <http://www.naturalresources.org/minerals/CD/docs/ea/booklets/rehab/rehab1.pdf>
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 1992** *Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations.* Oecologia 91: 360-364.
- Fletcher Jr., R. J. 2005.** *Multiple edge effects and their implications in fragmented landscape.* Journal of Animal Ecology 74: 342-352.
- García-Oliva, F. 2005.** *Algunas bases del enfoque ecosistémico para la restauración.* En: Sánchez, O., E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (eds). *Temas sobre Restauración Ecológica.* SEMARNAT, INE, U.S. Fish y Wildlife Service y Unidos para la Conservación A. C. México. 147-155.
- Germino, M. J., W. K. Smith y A. C. Resor. 2002.** *Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone.* Plant Ecology. 162: 157-168.
- Gleason, H.A. 1939.** *The individualistic concept of the plant succession.* American Midland Naturalist 21: 92-110.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004.** *Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants.* Ecological Applications 14 (4): 1128-1138.

- Gómez-Romero, M. 2006.** *Desarrollo del dosel de leguminosas bajo diversas condiciones de restauración ecológica en bosques de pino-encino de Michoacán, México.* Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán.
- Goodman, A. M. y A. R. Ennos, 1999.** *The effects of soil density on the morphology and anchorage mechanics of the root systems of sunflower and maize.* *Annals of Botany* 83: 293-302.
- Grubb, P. J. 1977.** *The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche.* *Biological Reviews.* 52: 107-145.
- Harper, J. L., J. T. Williams y G. R. Sagar.** *The behavior of seeds in soil: I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed.* *Journal of Ecology* 53(2): 273-286.
- Harper, J. L. y R. A. Benton.** *The behaviour of sedes in soil: II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate.* *Journal of Ecology* 54(1): 151-166.
- Hobbs, J. R. y D. A. Norton. 1996.** *Towards a conceptual framework for restoration ecology* *Restoration Ecology.* 4(2): 93-110.
- Hobbs, R. J. y J. A. Harris. 2001.** *Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium.* *Restoration Ecology* 9(2): 239-246.
- Holl, K. D. y M. E. Lulow. 1997.** *Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest.* *Biotropica* 29 (4): 459-468.
- Holl, K. D. 1999.** *Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed, rain, seed germination, microclimate, and soil.* *Biotropica* 31(2): 229-242.
- Holl, K. D. 2002.** *Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture.* *Journal of Ecology* 90: 179-187.
- Honnay O., B. Bossuyt, K. Verheyen, J. Butaye, H. Jacquemyn y M. Hermy. 2002.** *Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forest.* *Biodiversity and Conservation* 11: 213-242.
- Hubell, S. P. 2006.** *Neutral theory and the evolution of ecological equivalence.* *Ecology.* 87(6): 1387-1398.
- Huxel G. R. y A. Hastings. 1999.** *Habitat loss, fragmentation, and restoration.* *Restoration Ecology* 7 (3): 309-315.
- International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. (2004).** *Red List of threatened Species.* Página en red: www.redlist.org
- Jones, C. C. y R. del Moral. 2005.** *Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier. Washington.* *Journal of Vegetation Science* 16: 293-300.
- King, S. L. y B. D. Keeland. 1999.** *Evaluation of reforestation in the Lower Mississippi River Alluvial Valley.* *Restoration Ecology* 7(4): 348-359.

- Lacey, E. A., J. L. Patton y G. N. Cameron. 2000.** *Life underground: the biology of subterranean rodents.* The University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. 134 pp.
- Lara-Cabrera, S. I., N. Alejandre-Melena, E. Medina-Sánchez y R. Lindig-Cisneros. 2009.** *Genetic diversity in populations of Lupinus elegans Kunth, implications for ecological restoration.* Revista Fitotecnica Mexicana 32(2): 79-86.
- Laurance, W.F., L.V. Ferreira, J.M. Rankin-de Merona y S.G. Laurance., 1998.** *Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities.* Ecology 79: 2032–2040.
- Lindig-Cisneros, R. y J.B. Zedler. 2002.** *Phalaris arundinacea seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm and restoration experiments.* Canadian Journal of Botany 80(6): 617-624.
- Lomolino, M. V., D. F. Sax y J. H. Brown. 2004.** *Foundations of Biogeography.* The University of Chicago Press. 1291 pp.
- Luken, J. O. 1990.** *Directing ecological succession.* Chapman & Holl. London, UK. 251pp.
- Manly, B. F. J. 1986.** *Multivariate statistical methods . A primer.* Second edition. Chapman y Hall/CRC. Washington, D.C. USA.
- Maron, J. L. y P. G. Connors. 1996.** *A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion.* Oecologia 105: 302-312.
- Maron, L. J. y R. L. Jefferies, 2001.** *Restoring enriched grasslands: effects of mowing on species richness, productivity, and nitrogen retention.* Ecological Application 11(4): 1088-1100.
- Márquez-Huitzil, R. 2005.** *Fundamentos teóricos y convenciones para la restauración ecológica: aplicación de conceptos teorías a la resolución de problemas en la restauración.* En: Sánchez, O., E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (eds). *Temas sobre Restauración Ecológica.* SEMARNAT, INE, U.S. Fish and Wildlife Service y Unidos para la Conservación A. C. México. 159-168.
- McAleece, N. 1997.** *BioDiversity Professional Beta.* The Natural History Museum y The Scottish Association for Marine Science.
- McKay, J. K., C. E. Christian, S. Harrison y K. J. Rice. 2005.** *“How local is local?”- a review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration.* Restoration Ecology 13 (3): 432-440.
- Medina, C. G., F. Guevara, M. A. Martínez, P. Silva, M. A. Chávez y I. García. 2000.** *Estudio florístico en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México.* Acta Botánica Mexicana 52: 5-41.
- Menninger, H. L. y M. A. Palmer. 2006.** *Chapter 5: Restoring Ecological Communities: From theory to practice.* In: D. A. Falk, M. A. Palmer, J. B. Zedler (eds). *Foundations of restoration ecology.* Island Press. Washington, D.C. USA. 88-112.

- Mesquita, R. C. G., P. Delamônica y W. F. Laurance. 1999.** *Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments.* Biological Conservation 91: 129-134.
- Miranda F. y E. Hernández X. 1963.** *Los tipos de vegetación de México y su clasificación.* Boletín de la Sociedad Botánica de México. 28: 29-176.
- Monroy-Ata, A., J. Estévez-Torres, R. García-Sánchez y R. Ríos-Gómez. 2007.** *Establecimiento de plantas mediante el uso de micorrizas y de islas de recursos en un matorral xerófilo deteriorado.* Boletín de la Sociedad Botánica. 80 (suplemento): 49-57.
- Morris W. F. y D. M. Wood. 1989.** *The role of Lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition?.* Ecology 70(3): 697-703.
- Münzbergová, Z. y T. Herben. 2005.** *Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations.* Oecologia 145: 1-8.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000.** *Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment.* Trends in Ecology and Evolution. 15(7): 278-285.
- Nobel, P. S. 1984.** *Extreme temperatures and thermal tolerance for seedlings of desert succulents.* Oecologia. 62: 310-317.
- Olivero A. M. y D. M. Hix. 1998.** *Influence of aspect and stand age on ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems.* Plant Ecology 139: 177-187.
- Ostfeld, R. S. y K. LoGiudice. 2003.** *Community disassembly, biodiversity loss, and the erosion of an ecosystem service.* Ecology 84(6). 1421-1427.
- Padilla, F. M., F. I. Pugnaire. 2006.** *The role of nurse plants in the restoration of degraded environments.* Frontiers in Ecology and Environment. 4(4):196-202.
- Palmer, M. A., R. F. Ambrose y N. L. Poff. 1997.** *Ecological Theory and community restoration ecology.* Restoration Ecology 5 (4): 291-300.
- Parker, K. C. 1991.** *Topography, substrate and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert.* Journal of Biogeography. 18(2): 151-163.
- Parrota J. A., O. H. Kowles y J. M. Wunderle Jr. 1997.** *Development of floristic diversity in 10-year-old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia.* Forest Ecology and Management 99: 21-42.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto. 1987.** *A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession.* Vegetatio 69: 109-114.
- Pickett, S. T. A y V. T. Parker, 1994.** *Avoiding the old pitfalls: opportunities in a new discipline.* Restoration Ecology 2(2): 75-79.

- R Development Core Team. 2009.** *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Contreras, A. y D. A. Rodríguez-Trejo. 2004.** *Efecto de calidad de planta, exposición y micrositio en una plantación de Quercus rugosa*. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 10(1): 5-11.
- Ramos-Martínez, M. y X. García-Orth. 2007.** *Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 80: 69-84.
- Rodríguez-Trejo, D.A. 2006.** *Notas sobre el diseño de plantaciones de restauración*. Revista Chapingo Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente 12(2): 111-123.
- Rzedowski, T. 1988.** *Vegetación de México*. Editorial Limusa, S.A. de C.V. México, D. F., México. 430 pp.
- Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros. 2004.** *Evaluación y propuestas para el programa de reforestación en Michoacán, México*. Ciencia Nicolaita (37): 107-122.
- Sánchez, O. 1980.** *La flora del Valle de México*. Ed. Herrero. Distrito Federal, México. 519 pp.
- Sarr, D., K. Puettmann, R. Pabst, M. Cornett y L. Arguello. 2004.** *Restoration Ecology: New perspectives and opportunities for forestry*. Journal of Forestry 102 (5): 20-24.
- Schlatter, J. E. 1994.** *Requerimientos de sitio para la lenga, Nothofagus pumillo (Poepp et Endl) Krasser*. Bosque 15(2): 3-10.
- SEMARNAT. 2006.** *La Gestión Ambiental en México*. SEMARNAT. México, D.F.
- SER (Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group). 2004.** *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org y Tucson: Society for Ecological Restoration International
- Sisk, T. D., N. M. Haddad y P. R. Ehrlich. 1997.** *Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge*. Ecological Applications 7(4): 1170-1180.
- Smith, M. D. y A. K. Knapp, 2003.** *Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss*. Ecology Letter. 6: 509-517
- Suding K. N., K. L. Gross y G. R. Houseman. 2004.** *Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology*. Trends in Ecology and Evolution 19 (1): 46-53.
- Sutton-Grier, A. E., M. A. Kenney y C. J. Richardson. 2010.** *Examining the relationship between ecosystem structure and function using structural equation modelling: A case study examining denitrification potential in restored wetland soils*. Ecological Modelling 221: 761-768.
- Tárrega, R. y E. Luis. 1988.** *Influencia de la Sabina (Juniperus thurifera) sobre el estrato herbáceo en función de la orientación*. Anales de la Biología 15(4): 179-189.

- ter Braak. 1995.** *Chapter 5. Ordination.* En: Jongman, R.H.G., C.J.F ter Braak y O.F.R. van Tongeren (eds). *Data analysis in community and landscape ecology.* Cambridge University Press. U.K. 91-173.
- Titus, J. H. y R. del Moral. 1998.** *Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA.* *Plant Ecology* 134: 13-26.
- van Tongeren. 1995.** *Chapter 6. Cluster analysis.* Jongman, R.H.G., C.J.F ter Braak y O.F.R. van Tongeren (eds). *Data analysis in community and landscape ecology.* Cambridge University Press. U.K. 174-212
- Vayssières, M. P., R. E. Plant y B. H. Allen-Díaz. 2000.** *Classification trees: an alternative non-parametric approach for predicting species distributions.* *Journal of Vegetation Science* 11(5): 679-694.
- Vega, P. E. V. 2005.** *Algunos conceptos de ecología y sus vínculos con la restauración.* En: Sánchez, O., E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (eds). *Temas sobre Restauración Ecológica.* SEMARNAT, INE, U.S. Fish y Wildlife Service y Unidos para la Conservación A. C. México. 147-155.
- Villaseñor, J. L. y F. J. Espinosa. 1998.** *Catálogo de malezas de México.* Ed. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 448 pp.
- Warren II, R. J. 2010.** *An experimental test of well-described vegetation pattern across slope aspects using woodland herb transplants and manipulated abiotic drivers.* *New Phytologist.* 185: 1038-1049.
- White, P. S. y J. L. Walker. 1997.** *Approximating nature's variation: Selecting and using reference information in restoration ecology.* *Restoration Ecology* 5 (4): 338-349.
- Wijdeven, S. M. J. y M. E. Kuzee. 2000.** *Seed Availability as a limiting factor in forest recovery Processes in Costa Rica.* *Restoration Ecology* 8 (4): 414-424.
- Wood D. M. y R. del Moral. 1987.** *Mechanisms of early succession in subalpine habitats on Mount St. Helens.* *Ecology* 68(4): 780-790.
- Woodwell, G. M. 1994.** *Ecology: the restoration.* *Restoration Ecology* 2 (1): 1-3.
- Young, T. 2000.** *Restoration and conservation biology.* *Biological Conservation* 92: 72-83.
- Young, P. T., D. A. Petersen y J. J. Clary. 2005.** *The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms.* *Ecology Letters* 8: 662-673.
- Zanne A. E. y C. A. Chapman. 2001.** *Expediting reforestation in tropical grasslands: distance and isolation from seed sources in plantations.* *Ecological Applications* 11 (6): 1610-1621.

Zedler, J. B. y R. Lindig-Cisneros. 2000. *Functional equivalency of restored and natural salt marshes*. En: Weinstein, M. P. y D. A. Kreeger (eds). *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, The Netherlands. 565-582.

Zobel, M., . Otsus, J. Liira, M. Moora y T. Möls. 2000. *Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability*. *Ecology* 81(12): 3274-3282.

ANEXO 1.

Listado florísticos de la localidad de San Nicolás en la Comunidad Indígena de San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México.

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	vegetación
<i>Adiantum Poirerii</i>		X						X	X	X		Adiantaceae	Hierba perenne	BPE, BP
<i>Adiantum braunii</i>											X	Adiantaceae	Hierba perenne	BOP
<i>Cheilanthes incana.</i>	X							X	X			Adiantaceae	Hierba perenne	BP
<i>Dendropanax arboreus</i>	X							X	X			Araliaceae	Árbol	BO
<i>Matelea chrysantha</i>	X							X				Asclepidiaceae	Hierba perenne trepadora	BPE
<i>Asplenium monanthes</i>								X	X			Aspleniaceae	Hierba perenne	BPE, BOP
<i>Cystopteris fragilis</i>		X						X	X			Athyriaceae	Hierba perenne	BP, BPE
<i>Woodsia mollis</i>								X				Athyriaceae	Hierba perenne	BPO, BPE
<i>Berberis moranensis</i>	X	X						X	X	X		Berberidaceae	Arbusto	BE, BOP, RUD
<i>Drymaria malachioides</i>	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	Caryophyllaceae	Hierba anual	BPE
<i>Drymaria effusa</i>			X		X				X	X		Caryophyllaceae	Hierba anual	
<i>Clethra mexicana</i>									X			Clethraceae	Árbol	BPE
<i>Commelina diffusa</i>	X	X									X	Commelinaceae	Hierba anual	BP, BPE
<i>Commelina tuberosa</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	Commelinaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Cymbispatha commelinoid</i>				X								Commelinaceae	Hierba perenne	BPE

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	de vegetación
<i>es</i>														
<i>Commelina coelestis</i>								X				Commelinaceae	Hierba perenne	BP, BPE
<i>Bidens serrulata</i>			X	X	X	X					X	Compositae	Hierba anual	BP y BE
<i>Erigeron pubescens</i>		X	X	X	X	X	X				X	Compositae	Hierba perenne	BO
<i>Tithonia tubaeformis</i>					X						X	Compositae	Hierba anual	BPE
<i>Conyza coronopifolia</i>	X	X	X	X	X	X	X				X	Compositae	Hierba anual	BP
<i>Gnaphalium americanum</i>	X	X	X	X	X	X	X		X		X	Compositae	Hierba anual	Maleza
<i>Bidens aurea</i>			X		X		X				X	Compositae	Hierba perenne	BPE
<i>Heteroteca inuloides</i>			X		X	X	X				X	Compositae	Hierba perenne	Maleza
<i>Jaegeria hirta</i>	X	X	X	X		X	X		X		X	Compositae	Hierba anual	Maleza
<i>Gnaphalium attenuatum</i>		X	X	X	X	X	X	X	X		X	Compositae	Hierba perenne	BO,BPO
<i>Senecio salignus</i>		X	X		X	X	X				X	Compositae	Arbusto	Maleza
<i>Bacharis conferta</i>									X			Compositae	Arbusto	BO y BP
<i>Tagetes micrantha</i>		X	X	X	X		X				X	Compositae	Hierba anual	Maleza
<i>Sabazia humilis</i>											X	Compositae	Hierba anual	BO
<i>Senecio stoechadiformis</i>					X				X		X	Compositae	Hierba perenne	BPE y BP
<i>Conyza shiedena</i>				X	X						X	Compositae	Hierba perenne	Maleza
<i>Bidens bigelovii</i>						X					X	Compositae	Hierba anual	Maleza

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	de vegetación
<i>Tridax procumbens</i>						X			X		X	Compositae	Hierba perenne	Maleza
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	X	X	X					X	X	X		Compositae	Hierba anual	Maleza
<i>Podachaenium eminens*</i>	X	X						X	X			Compositae	Hierba perenne	LIT, BPO
<i>Eupatorium pycnocephalum</i>		X										Compositae	Hierba perenne	BC
<i>Erigeron delphinifolius</i>		X										Compositae	Hierba anual	BP
<i>Stevia monardifolia</i>	X	X					X	X	X			Compositae	Hierba perenne	BOP, BPE
<i>Packera sanguisorbae</i>								X			X	Compositae	Hierba perenne	BO
<i>Sonchus oleraceus</i>								X	X			Compositae	Hierba perenne	BO
<i>Tagetes lunulata</i>								X				Compositae	Hierba anual	Maleza
<i>Bidens odorata</i>								X				Compositae	Hierba anual	BO, BPE
<i>Archibaccharis asperifolia</i>								X				Compositae	Arbusto	BP
<i>Tegetes foetidissima</i>									X			Compositae	Hierba anual	BPE
<i>Solidago simplex</i>									X			Compositae	Hierba perenne	BP, BPE
<i>Eupatorium petiolare</i>									X			Compositae	arbusto	BO
<i>Eupatorium mairitianum</i>									X		X	Compositae	Arbusto	BPE
<i>Tagetes coronopifolia</i>									X		X	Compositae	Hierba anual	BPE
<i>Eupatorium</i>									X			Compositae	Arbusto	BPO, BP y BPE

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	vegetación
<i>glabratum</i>														
<i>Ipomoea purpurea</i>												Convolvulaceae	Hierba anual trepadora	BPE, ARV
<i>Cuscuta corymbosa</i>									X			Convolvulaceae	Hierba perenne trepadora	Maleza
<i>Brassica nigra</i>				X		X						Cruciferae	Hierba anual	BP y RUD
<i>Raphanus raphanistrum</i>	X		X	X				X				Cruciferae	Hierba perenne	Maleza
<i>Lepidium virginicum</i>					X							Cruciferae	Hierba anual	BPE
<i>Brassica campestris</i>			X									Cruciferae	Hierba anual	Maleza
<i>Eruca sativa</i>			X								X	Cruciferae	Hierba anual	Maleza
<i>Cyperus seslerioides</i>					X	X					X	Cyperaceae	Hierba perenne	BPE, REF
<i>Cyperus manimae</i>									X	X		Cyperaceae	Hierba perenne	BPE,
<i>Lupinus elegans</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Fabaceae	Arbusto	BPE, BP, BO P, BO
<i>Trifolium mexicanum</i>		X	X	X	X	X	X				X	Fabaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Trifolium amabile</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	Fabaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Dalea thouinii</i>		X		X	X	X	X				X	Fabaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Trifolium repens</i>		X	X	X	X		X		X	X	X	Fabaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Phaseolus coccineus</i>											X	Fabaceae	Hierba perenne	BPE
<i>Phaseolus vulgaris</i>											X	Fabaceae	Hierba anual trepadora	BO
<i>desmodium alemanii</i>	X	X										Fabaceae	Hierba perenne	BPE
<i>Macroptilium</i>	X							X	X			Fabaceae	Hierba perenne	BP

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	vegetación	
<i>gibbosifolium</i>													trepadora		
<i>Lupinus campestris</i>							X					Fabaceae	Hierba anual	Maleza	
<i>Desmodium aparines</i>									X			Fabaceae	Hierba perenne trepadora	BPE	
<i>Dalea cliffortiana; reclinata</i>											X	Fabaceae	Hierba anual	BPE	
<i>Quercus crassipes</i>									X			Fagaceae	Árbol	BPE	
<i>Hypericum philonotis</i>						X	X				X	Guttiferae/Ci usiaceae	Hierba anual	Maleza	
<i>Phacelia platycarpa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	Hydrophyllaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Sisyrinchium toluicense</i>		X	X	X	X	X							Iridaceae	Hierba perenne	BP
<i>Prounela vulgaris</i>			X				X				X		Labiatae	Hierba perenne	BC
<i>Salvia polystachya</i>									X	X	X		Labiatae	Arbusto	BPE
<i>Salvia gracilis</i>	X	X						X	X				Labiatae	Arbusto	BO y BP
<i>Satureja macrostema</i>							X	X			X		Labiatae	Arbusto	BPE, BPO, BO
<i>Buddleia cordata</i>							X		X	X	X		Loganiaceae	Arbol/arbusto	BPE
<i>Elaphoglossum piloselloides</i>								X					Lomariopsdaceae	Hierba perenne	BPE
<i>Modiola caroliniana</i>		X	X										Malvaceae	Hierba anual rastrera	BO
<i>Gaura coccinea</i>											X		Onagraceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Oenothera pubescens</i>		X			X	X			X				Onagraceae	Hierba perenne	Maleza

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	vegetación
<i>Lopezia racemosa</i>	X	X						X	X	X		Onagraceae	Hierba anual	BPE, BP
<i>Fuchsia thymifolia</i>									X			Onagraceae	Arbusto	BPE
<i>Fuchsia microphylla</i>								X				Onagraceae	Arbusto	BO
<i>Oxalis alpina</i>	X							X				Oxalidaceae	Hierba perenne	BC
<i>Phytolacca icosandra</i>	X								X			Phytolaccaceae	Arbusto	BPE, ARv
<i>Pinus montezumae</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X		Pinaceae	Árbol	BP, BPE, BO
<i>Abies religiosa</i>	X							X	X	X		Pinaceae	Árbol	BO, BOP, BPO
<i>Pinus pseudostrubus</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X		Pinaceae	Árbol	BPE, BP, BPO
<i>Plantago major</i>	X	X									X	Plantaginaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Plántago australis ssp hirtella</i>		X			X							Plantaginaceae	Hierba perenne	BO, BP
<i>Agrostis hyemalis</i>	X		X	X	X	X	X				X	Poaceae	Hierba perenne	BP
<i>Festuca amplissima</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Poaceae	Hierba perenne	BO
<i>Vulpia myuros</i>		X	X	X	X	X	X				X	Poaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Aegopogon cenchroides</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Poaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Muhlenbergia macroura</i>		X			X	X	X				X	Poaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Calamagrostis valida</i>	X	X	X	X	X		X	X			X	Poaceae	Hierba perenne	BPE
<i>Pasto común. Pennisetum</i>	X	X	X	X		X	X		X	X	X	Poaceae	Hierba perenne	Maleza

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	de vegetación
<i>clandestinum</i>														
<i>Setaria parviflora</i>					X							Poaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Eragrostis mexicana</i>		X	X								X	Poaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Setaria grisebachii</i>											X	Poaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Aegopogon tenellus</i>		X										Poaceae	Hierba anual	BE, BC
<i>Monnina ciliolata</i>									X		X	Polygalaceae	Arbusto	BPE
<i>Polypodium madrense</i>								X				Polypodiaceae	Hierba anual Epífita	BOP, BE, BPE
<i>Claytonia perfoliata</i>		X						X				Portulacaceae	Hierba anual	BO
<i>Alchemilla siboldiifolia</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Rosaceae	Hierba perenne	BOP
<i>Alchemilla velutina</i>	X	X	X	X	X	X		X			X	Rosaceae	Hierba perenne	BP
<i>Crataegus pubescens</i>									X		X	Rosaceae	Árbol	BP
<i>Acaena elongata</i>	X	X						X	X		X	Rosaceae	Arbusto	BPE
<i>Rubus pringlei</i>												Rosaceae	Arbusto	BPE
<i>Crusea longiflora</i>					X	X						Rubiaceae	Hierba anual	Maleza
<i>Galium mexicanum</i>						X						Rubiaceae	Hierba perenne trepadora	BPE,BOP
<i>Galium aschenbornii</i>	X		X					X				Rubiaceae	Hierba perenne trepadora	BP, BPO
<i>Sibthorpia repens</i>	X							X	X			Scrophulariaceae	Hierba perenne	BPE
<i>Selaginella pallescens</i>								X				Selaginellaceae	Hierba perenne	BO

Especies	P20	P12	P8	P10	P4	P6	P5	Ar	PQ	R	C	Familia	Forma de vida	de vegetación
<i>Smilax moranensis</i>								X				Smilacaceae	Hierba perenne trepadora	BC, BPE
<i>Solanum nigrescens</i>	X	X							X	X		Solanaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Solanum cervantesii</i>										X	X	Solanaceae	Arbusto	BPE
<i>Solanum americanum</i>		X										Solanaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Phisalis sulphurea</i>										X		Solanaceae	Hierba anual	BO, BP, BPE, BE
<i>Daucus montanus</i>	X	X	X		X	X	X		X	X	X	Umbelliferae	Hierba anual	BPE
<i>Verbena bipinatifida</i>		X		X			X	X		X		Verbenaceae	Hierba perenne	Maleza
<i>Verbena carolina</i>								X	X			Verbenaceae	Hierba perenne	Maleza
Especie 1		X	X	X	X	X	X		X	X	X			
<i>Gnaphalium sp.</i>				X										
Especie 2										X				
Especie 3	X	X						X						
Especie 4		X												
<i>Oenothera sp.</i>		X												
Especie 5	X													
Especie 6								X						
Especie 7									X					
Especie 8							X							
Especie 9									X					
Especie 10									X					
Especie 11									X					
Especie 15									X					
Especie 12									X					
Especie 13									X					
Especie 14									X		X			

Abreviaturas:

ARV: arvense

BPE: Bosque de pino-encino

BC: bosque de coníferas

BPO: Bosque de pino-oyamel

BO: Bosque de oyamel

BE: bosque de encino

BOP: Bosque de oyamel-pino

LIT: Litoral

BP: Bosque de pino

RUD: Ruderal