



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**MAESTRÍA INSTITUCIONAL EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ÁREA: ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

**Herbivoría, establecimiento de plántulas
y relaciones filogenéticas de grupos focales en
comunidades experimentales formadas en
arenales de origen volcánico**

TESIS

Que como requisito para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

Irma Janneth Nava Sosa

Directores de tesis:

Dra. Sabina Irene Lara Cabrera

Dr. Roberto Lindig Cisneros

Morelia, Michoacán, abril de 2010



ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	2
ANTECEDENTES GENERALES	4
CAPÍTULO 1. REVISIÓN DEL EFECTO DE LOS HERBÍVOROS EN RESTAURACIÓN	9
1. EFECTO DE LOS UNGULADOS	9
1.1 Efecto del ganado	11
1.2 Efecto de los venados	12
1.3 Efecto de las cabras	14
2. EFECTO DE LOS LAGOMORFOS	15
3. EFECTO DE LOS ROEDORES	16
CONCLUSIONES	20
BIBLIOGRAFÍA	21
CAPÍTULO 2. EXPERIMENTAL	31
INTRODUCCIÓN	31
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA	33
OBJETIVOS	35
MATERIALES Y MÉTODOS	36
RESULTADOS	42
DISCUSIÓN	50
CONCLUSIONES	53
DISCUSIÓN GENERAL	54
BIBLIOGRAFÍA	56

RESUMEN

La poca cobertura vegetal de los arenales ha sido asociada con diferentes factores, uno de ellos la herbivoría, debido a que los herbívoros tiene una gran influencia en la alteración de la estructura y composición en las comunidades de plantas y puede favorecer el incremento o dominancia de ciertas especies. El presente trabajo se realizo para cuantificar el efecto de los pequeños mamíferos herbívoros en el establecimiento de plántulas en los arenales de origen volcánico, además de mostrar si existe cercanía filogenética entre las especies vegetales que logran desarrollarse en el arenal. Para probar el efecto de los herbívoros mamíferos pequeños en el establecimiento de plántulas, se evaluaron parcelas con y sin cercado (malla de gallinero) y con tres condiciones de paja (227gr, 576g y sin paja) como acolchado a diferentes distancias del borde del bosque. La presencia de herbívoros fue evaluada mediante trampas de arena. Se evaluó la cercanía filogenética entre las plantas que colonizan el arenal. De acuerdo a los resultados obtenidos, se encontró que la colocación de cercas para proteger a las plántulas de los herbívoros locales es una herramienta útil para aumentar el reclutamiento de plántulas en el arenal y que la distancia al borde del bosque es la variable mas importante para el establecimiento, la colocación de acolchado en las parcelas experimentales, amortiguó los cambios ambientales del sitio, favoreciendo la germinación y la supervivencia de plántulas de algunas especies. Con los resultados obtenidos, se sugiere que las exclusiones pueden ser utilizadas para establecer microsítios de regeneración. Los cuales se pueden ver favorecidos mayormente, si se colocan en áreas cercanas al borde del bosque, ya que de acuerdo a los resultados, son las áreas es donde se presenta mayor reclutamiento de especies, mayor diversidad filogenética y mayor riqueza de especies.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Nuevo San Juan Parangaricutiro debe su fundación reciente a la erupción del volcán Parícutín en 1943. La historia de sus habitantes así como la de sus comunidades biológicas está ligada a este fenómeno natural, ya que tras la erupción, las tierras forestales y agrícolas fueron dañadas en distinta intensidad por lava y ceniza volcánica.

Las comunidades vegetales afectadas por algún tipo de perturbación, en este caso la deposición de ceniza volcánica, pueden recuperar su estructura original a través de la sucesión ecológica (Berger, 1993). Sin embargo éste proceso natural puede tardar muchos años por lo tanto la restauración ecológica se enfoca en acelerar este proceso. La restauración ecológica es una disciplina de origen reciente, que se enfoca hacia la rehabilitación biótica y abiótica de los sistemas naturales, con la idea de restaurar su estructura y procesos funcionales.

El estudio de la restauración se ha concentrado en la identificación de los factores que limitan la regeneración, cuyo manejo permitiría controlar y acelerar la sucesión secundaria. La Sociedad para la Restauración Ecológica (SER, 2002) define restauración ecológica como: "El proceso de asistencia de la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido". En este sentido, en la recuperación de un bosque se debería de asistir su regeneración y otros procesos funcionales que lo sostienen. Bradshaw (1987) ha propuesto que los principios de la restauración de ecosistemas terrestres son los mismos que los de la sucesión ecológica, por lo tanto entender los procesos sucesionales es indispensable para la restauración de cualquier ecosistema.

La comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), es reconocida por el manejo sustentable de sus bosques, ya que de ellos obtienen la materia prima para su empresa (madera y resina). Debido a esto, los pobladores tienen interés en restaurar las áreas desprovistas de vegetación, como son los arenales que no han seguido los procesos sucesionales esperados a pesar de que ya han pasado más de 50 años desde la erupción del Parícutín (Lindig-Cisneros *et al.* 2002) en donde experimentos de restauración sugieren que la herbivoría es un factor que limita o afecta el establecimiento de diferentes especies de plantas nativas (Blanco-García y Lindig-Cisneros, 2005). Los

herbívoros tienen impacto en la producción de semillas, pre y post-dispersión, germinación y supervivencia de plántulas, por lo tanto, se planteó la hipótesis de que son los herbívoros los responsables de la estructura y composición de la vegetación de los arenales. Esta hipótesis se puso a prueba en el área conocida como “Llano de Pario” ubicado en la comunidad de NSJP, donde la vegetación es escasa, y la existente se encuentra en islas de vegetación de diferentes dimensiones rodeadas de arena completamente desprovistas de vegetación. En estos sitios las plantas pioneras, de suyo escasas, no han sido reemplazadas por especies de sucesión tardía, es por ello que se requiere cuantificar el efecto de los herbívoros para saber si estos son los responsables de limitar la sucesión en el arenal. Con este trabajo además se pretende mostrar si existe cercanía filogenética entre las especies vegetales que se logran desarrollarse en el arenal para entender mejor los procesos sucesionales.

ANTECEDENTES GENERALES

La erupción del volcán Parícutín entre los años 1943 y 1952, fue el mayor disturbio para las comunidades de plantas locales, un área de 24Km² fue directamente afectada por la formación del cono y el flujo de lava. Además, un área de 1.3 Km² fue afectada por sedimentos de fina arena negra de origen basáltico (De la Torre, 1971).

Eggler (1948) realizó estudios de establecimiento y supervivencia de plantas durante el lapso de la erupción y después de la erupción llevó a cabo otros estudios (Eggler, 1959; Eggler, 1963; Giménez de Azcarate *et al.* 1997). Igualmente, Beaman (1960) y Rejmánek *et al.* (1982) realizaron estudios en la ceniza que formó el cono del Parícutín. Todos estos estudios mostraron un incremento en la complejidad y cobertura de plantas, encontrando sucesión primaria en el flujo de lava cerca del cono de ceniza y sucesión secundaria en áreas forestales afectadas por sedimentos de ceniza.

Eggler (1963) encontró ocho años después de que la erupción terminó, que algunas especies colonizaron las áreas más afectadas al lado del cono de ceniza y en el flujo de lava, incluyendo tres especies de arbustos y cinco de herbáceas. En particular, la zona del Cuenzo, llano que en el momento de la erupción contaba con una cubierta forestal que recibió alrededor de 0.5m de ceniza y que se ha recuperado del efecto del vulcanismo, en contraste con las áreas donde se localizaban los campos agrícolas donde se ha encontrado poca colonización por parte de las plantas.

Rejmanek *et al.* (1982) compararon la curva de colonización del cono de ceniza 25 años después de que la erupción terminó, con las curvas de colonización de otras localidades. Se encontraron 18 especies de arbustos y árboles incluyendo cuatro especies de pinos (*Pinus leiophylla*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. teocote*) y 33 especies de herbáceas. Giménez de Azcarate *et al.* (1997) encontraron que la sucesión en el cono y en el flujo de lava, cuarenta y cuatro años después de que terminó la erupción, se caracterizó por un considerable incremento en el número de especies, se encontraron 41 especies en el cono de ceniza y 52 especies en los sitios donde se acumuló el flujo de lava y relativamente se cerró la sucesión secundaria en las áreas más afectadas por los depósitos de lava.

En el momento de la erupción del volcán Parícutín, muchas de las áreas planas del terreno, incluyendo la zona que hoy en día está cubierta por el cono volcánico, fueron tierras agrícolas. En algunas de estas áreas, aún persisten depósitos de arena (localmente conocidas como arenales), localizados en áreas bajas. La acumulación de grandes cantidades de arena son el resultado de la erosión de las laderas, en áreas planas a lo largo de la pendiente, en estos sitios la vegetación se ha recuperado parcialmente formando parches (Lindig-Cisneros *et al.* 2006), los arenales proveen una oportunidad para estudiar la sucesión en sitios afectados por disturbios humanos (en la forma de desmonte) seguido por un disturbio natural (como la deposición de arena), en comparación con sitios en los que sólo hubo disturbios por causas naturales.

Cincuenta años después de la erupción del Parícutín y siete después de la última medición de Giménez de Azcarate *et al.* (1997), la vegetación de los campos agrícolas cubiertos con arena, esta esparcida y dominada por varias especies, la cobertura del dosel no excede el 10% de éstas áreas. El disturbio hecho antes de la erupción afectó la sucesión en el área influenciada por el volcán Parícutín. En los diferentes sitios afectados por la deposición de arena, las zonas boscosas, desde la erupción hasta nuestros días, muestran el incremento más alto en riqueza de especies, de 23 especies en 1960 reportadas por Egger (1963), hasta 80 especies en 1996 reportadas por Medina *et al.* (2000). La sucesión en el cráter del volcán Parícutín también ha mostrado un incremento en el número de especies; de 2 en 1957 (Egger 1959) a 41 en 1996 (Giménez de Azcárate 1997). Incluso la riqueza de especies en los flujos de lava ha aumentado, particularmente en aquellos sitios donde la topografía permite la acumulación de suelos, de 29 especies en 1959 (Egger 1963) a 52 especies 37 años después (Giménez de Azcárate 1997). Por el contrario los campos agrícolas cubiertos con arena han aumentado su riqueza de 5 especies en 1959 (Egger 1963) a 36 especies en 2003 considerando especies que alcanzaron la madurez en el sitio, el más bajo incremento de cualquier condición sucesional (Lindig-Cisneros *et al.* 2006).

Lindig-Cisneros y colaboradores (2006), mostraron los cambios ocurridos en cuanto a la riqueza de especies a través del tiempo en los diferentes sitios afectados por la erupción del volcán Parícutín (figura 1). Los datos del cráter, flujo de lava, bosques cubiertos por arena 8 años después de la erupción, fueron tomados de diferentes fuentes. Dos estimaciones de riqueza de especies en los campos agrícolas cubiertos con arena 50

años después de la erupción, son mostradas, especies que alcanzaron la madurez en el sitio y florecieron (agricultura) y especies que alcanzaron la madurez más aquellos presentes sólo como plántulas o plantas inmaduras.

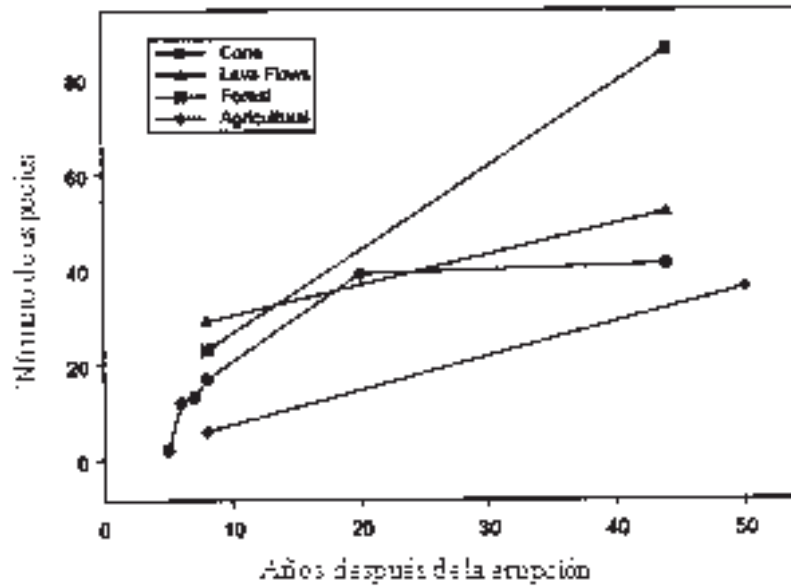


Fig.1 Cambios ocurridos en cuanto a la riqueza de especies a través del tiempo en los diferentes sitios afectados por la erupción del volcán Parícutín, tomado de Lindig-Cisneros 2006. Vegetation of tephra deposits 50 years after the end of the eruption of the Parícutín volcano, Mexico.

Otros estudios de sucesión en depósitos de ceniza fueron hechos principalmente a consecuencia de la erupción del Monte Santa Helena en el estado de Washington (EUA) en 1980. Los estudios se basaron principalmente en el establecimiento de plantas en los depósitos de arena, dentro de las cercanías del cono, donde la vegetación fue afectada dramáticamente por la erupción (Del Moral, 1983), y lejos del cono donde el daño se debió únicamente a la deposición de arena (Frenzen y Franklin, 1985). También fue estudiado el establecimiento de plantas en el flujo de lava derivado de la erupción (Del Moral y Campitth, 1985), en llanos de piedra erosionados, derivados de la erupción (Tsoyuzaki y Titus, 1996), así como mecanismos de sucesión primaria (Wood y del Moral, 1987).

En cuanto a la dinámica sucesional, un factor menos estudiado es la herbivoría (Pickett *et al.* 1987; Brown y Southwood, 1987). Algunos estudios sobre el papel de los insectos herbívoros indican que estos también influyen en la dirección o velocidad del proceso de sucesión (Brown y Gange, 1992). Wilby (2001) sugiere que los insectos y

vertebrados herbívoros tienen impacto en la producción de semillas, supervivencia de semillas, pre y post-dispersión, germinación y supervivencia de plántulas, pero no siempre representan una limitante para el reclutamiento. Sin embargo, en otro estudio realizado por Wilby y Brown (2001) encontraron que la herbivoría fue claramente la mayor limitante en el reclutamiento. Otros estudios han mostrado que los vertebrados herbívoros, en particular los conejos (*Oryctolagus cuniculus*), tienen un mayor efecto en la composición de la comunidad de plantas (Diaz, 1999).

Algunos autores han categorizado el efecto de la actividad de los herbívoros como moduladores de la sucesión incrementando o disminuyendo la velocidad de sucesión (por ejemplo: Crawley, 1998; Davidson, 1993; Bach, 1994). En particular Crawley (1998) señala que los herbívoros vertebrados tienden a eliminar las especies vegetales, por lo que posteriormente se incrementa la velocidad de sucesión, dañando las especies herbáceas dominantes de tal modo que promueven el establecimiento de especies de sucesión tardía. Por lo tanto, la herbivoría puede retrasar la sucesión y posteriormente acelerarla (Carson y Root, 1999).

La facilitación es un mecanismo clásico de la sucesión (Connell y Slatyer, 1977).

Recientemente se han hecho esfuerzos en vincular la facilitación con las perspectivas históricas sobre la evolución de las plantas (Valiente-Banuet *et al.* 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2007, 2008, Verdú *et al.* 2009). Este vínculo entre la facilitación y la evolución ha sido construido dentro del marco de la comunidad filogenética desarrollado por Webb *et al.* (2002). Este enfoque es informativo sobre patrones básicos de la diversidad filogenética, un componente crucial de la biodiversidad, que son incluidos dentro de cada comunidad, con agrupación que indica los valores bajos de diversidad filogenética y sobredispersión indicando altos valores de diversidad filogenética (Faith, 1992; Proches *et al.* 2006).

La facilitación aumenta estructuras de las comunidades mediante el aumento de la abundancia de algunas especies, la creación de condiciones que permitan la existencia local de algunas especies (Callaway, 2007) y el aumento de la diversidad filogenética (Valiente-Banuet *et al.* 2006). La regeneración del nicho, se define en este contexto como facilitado versus no facilitado, es un rasgo conservado evolutivamente que indica que las especies estrechamente relacionadas tienden a tener similares nichos (Valiente-

Banuet y Verdú, 2007). En consecuencia las asociaciones de facilitación se producen principalmente entre especies lejanamente relacionadas, en última instancia conduce a baja relación entre las especies que coexisten (Valiente-Banuet y Verdú, 2007).

El análisis de la estructura filogenética podría proporcionar una visión diferente para explicar los procesos ecológicos que organizan la comunidad durante la sucesión (Webb, 2000), ya que la filogenia puede ser utilizada para explicar patrones en la ocupación de los nichos durante el ensamblaje de comunidades, así como las relaciones con el hábitat, los organismos circundantes y las adaptaciones evolutivas. Las interacciones inter-individuo pueden influir en la coocurrencia para que taxa particulares (Webb *et al.* 2002) alteren sus rangos de distribución, y bajo ciertas circunstancias, conduzcan a una adaptación evolutiva que reducen la interacción interespecifica negativa.

Los análisis de la estructura filogenética de la comunidad son de gran importancia ya que pueden demostrar diferentes patrones a diferente escala, proveyendo más información acerca de los procesos de la comunidad que en un análisis de escala simple (Webb *et al.* 2002). Por ejemplo, esta aproximación está siendo utilizada con éxito para entender las diferencias entre comunidades de aves en sitios conservados y perturbados (McGregor y Schondube, comunicación personal), en donde las comunidades de sitios perturbados no son conjuntos al azar de especies sino que responden a agrupamientos relacionados con la cercanía filogenética de los taxa.

CAPÍTULO 1. REVISIÓN DEL EFECTO DE LOS HERBÍVOROS EN RESTAURACIÓN

El clima y el suelo determinan la estructura de la vegetación en los biomas (Holdridge, 1947). Pero los animales a menudo dan forma a la composición de la vegetación (Hunty, 1991). La herbivoría es la interacción planta-animal más frecuente en la naturaleza (Weis y Berenbaum, 1989). El término herbivoría en sentido estricto se aplica al consumo del tejido fotosintético: hojas, brotes y tallos, y sus consecuencias suelen ser negativas para las plantas. La herbivoría afecta de diferente manera a las plantas dependiendo de diversos factores bióticos y abióticos (Coley y Barone, 1996) y es fundamental para el mantenimiento de la estructura de las comunidades (Harper, 1969; Janzen, 1970; Roldan, 1997). Los herbívoros pueden devastar particularmente las plantas deseables, por ejemplo cultivos, pero también pueden afectar severamente a las poblaciones de plantas silvestres (Allen *et al.* 2005) debido a que estas pueden no tener adaptaciones que les permiten recuperarse del pastoreo, a diferencia de las poblaciones introducidas.

La restauración pueden ser un proceso lento y difícil, particularmente en paisajes donde la competencia con plantas invasivas introducidas y mamíferos herbívoros producen altas tasas de mortalidad de plantas (Marquis, 1977; Marquis y Brenneman, 1981; Davis, 1987; Operman y Merenlender, 2000).

La supervivencia y crecimiento de especies maderables en sitios con pastos tropicales puede estar limitado por numerosos factores, incluyendo competencia con pastos (Sun y Dickinson, 1996; Holl, 1998) y sequía estacional (Nepstad *et al.* 1996), aunque los herbívoros pueden llegar a ser más limitantes (Sork, 1987; Terborgh y Wright, 1994; Auld, 1995; Crawley y Long, 1995; Asquith *et al.* 1997) y pueden ser un mecanismo potencial por el cual se causa variación espacial en el reclutamiento de plántulas a diferentes escalas (Bestelmeyer *et al.* 2007; Níkel *et al.* 2003).

1. EFECTO DE LOS UNGULADOS

Estudios de comportamiento forrajero han mostrado que los ungulados generalmente pastorean selectivamente y se concentran en pastos cortos y frondosos que contienen

concentraciones relativamente altas de nutrientes (Wallis de Vires *et al.* 1999), mientras que los parches de valor nutritivo bajo, evitados por el pastoreo, ocurren a menudo en las tierras rocosas poco profundas o en restos de árboles donde las plantas desagradables al gusto prevalecen (Smit *et al.* 2005).

Noy-Meir (1975) y May (1977) examinaron el efecto de los ungulados en sistemas de pastoreo. Estos análisis mostraron que incluso en modelos simples involucrando “biomasa de plantas” y un solo herbívoro puede generar dinámicas complejas. En este modelo el rasgo crítico que determina el sistema y predice el comportamiento es la manera en que la proporción del consumo del herbívoro responde a los cambios en la disponibilidad del forraje. Bajo ciertas condiciones, la estabilidad de la interacción planta-herbívoro se equilibra dependiendo de la densidad de los herbívoros y la abundancia de plantas.

El pastoreo moderado de los ungulados y los fuegos ocasionales constituyen un efecto positivo en la regeneración de la vegetación a diferentes escalas espaciales y temporales. Herbívoros nómadas nativos estimulan el establecimiento de los pastos a través de un pastoreo moderado y este crecimiento mantiene una alta frecuencia en la aparición de fuego, lo cual es benéfico para ciertas especies de plantas. Por el contrario, en sabanas pastoreadas por herbívoros domésticos estos son acorralados en pequeñas áreas por largos periodos, lo cual incrementa sustancialmente la intensidad de pastoreo y la presión sobre la vegetación herbácea (Mayer, 2004). La tolerancia a la herbivoría intensa puede ser un rasgo adaptativo, que se da bajo selección en poblaciones con grandes y prolongadas exposiciones al pastoreo por manadas (Lennartsson *et al.* 1997; Strauss y Agrawal, 1999).

Durante la década pasada se desarrollaron nuevas técnicas experimentales para incrementar el éxito de la reforestación. Muchas de esas técnicas tuvieron como objetivo la protección de las plántulas contra los herbívoros, con el uso de resguardos de árboles y cercas o reduciendo la competencia de plantas invasivas con tapetes de árboles. Los datos disponibles sugieren que el crecimiento y/o supervivencia de las plántulas pueden ser incrementados significativamente con ayuda de cercas (Shelton e Intuye, 1995; Case y Kauffman, 1997; Opperman y Merenlender, 2000; Sweeney *et al.* 2002; Frankland y Nelson, 2003 Blanco-Garcia y Lindig-Cisneros, 2005) o resguardos

de árbol (Sweney, 1992;1993), debido a que algunas especies de plantas que crecen en claros del bosque presentan un mayor grado de herbivoría que especies que crecen bajo el dosel (Sagers, 1992).

1.1 Efecto del Ganado

En ecosistemas donde existe pastoreo por ganado, la herbivoría puede reducirse en árboles jóvenes, conduciendo a una asociación espacial de los árboles jóvenes (Rousset y Lepart, 1999; Kuiters y Slim, 2003; Baker *et al.* 2004) este proceso también es conocido como asociación de resistencia o gremios de defensa (Atsatt y Odowd, 1976) y es propuesto como un proceso importante en las dinámicas de pastoreo moderado en tierras madereras que conduce a los cambios cíclicos en los mosaicos de vegetación (teoría de los cambios de mosaico, Olf *et al.* 1999). Los cambios cíclicos en el manejo del ganado son muy importantes para el mantenimiento de la variación espacial y temporal en la estructura de la vegetación, llevando a una biodiversidad alta en ecosistemas con pastoreo extensivo en zonas templadas (Olf y Ritchie, 1998). Existen muchos reportes que indican que el pastoreo por vertebrados tiene un impacto negativo en el reclutamiento de muchas especies de plantas del mundo (McNaughton, 1978; Abbott, 1984; McAuliffe, 1986; Hulme, 1994; Pettit y Froend, 2000; Rousset y Lepart, 1999). Los efectos del pastoreo por ganado pueden incluir defoliación, remoción de biomasa muerta, pisoteo, erosión del suelo, dispersión de semillas, adición de estiércol y saliva (Kimball y Schiffman, 2003), compactación de suelo, agravar taludes, consumir plántulas y árboles jóvenes de especies leñosas (Platts, 1991; Fleischner, 1994).

La remoción de follaje no necesariamente tiene un efecto negativo neto significativo, debido a que algunas plantas compensan el tejido perdido (Kimball y Schiffman, 2003), es decir son tolerantes a la defoliación. En la mayor parte de los casos, las plantas son afectadas negativamente, en otras palabras, se descompensan (Owen y Wiegert, 1981). El caso más extremo es cuando las plantas sobrecompensan el tejido removido por los herbívoros, es decir producen una mayor cantidad de biomasa que la que tendría sino hubieran sido consumidas por herbívoros. En estos casos los mecanismos compensatorios están vinculados con el crecimiento lateral posterior a la remoción del meristemo apical (Paige y Whitham, 1987; Hjalten *et al.* 1993; Lennartsson *et al.* 1997, 1998). De esta manera la localización del meristemo apical de

la planta puede ser importante en la determinación de la tolerancia. Otro rasgo que permite a la planta la tolerancia a la herbivoría puede estar reflejado en el crecimiento y arquitectura de las plantas (Strauss y Agrawal, 1999).

Estudios a corto plazo han señalado la efectividad del pastoreo por ganado como una herramienta para la restauración de pastizales (Belsky y Gelband, 2000), no obstante Kimball y Schiffman (2003) presentan datos contrarios a esta estrategia de manejo y discuten la capacidad de especies exóticas y nativas anuales para compensar la herbivoría. Puede ser que las especies vegetales invasoras tengan adaptaciones que les permiten recuperarse mejor del pastoreo, debido a esto, la estrategia de pastoreo para la restauración de pastizales puede ser contraproducente, perjudicando a especies nativas y promoviendo el crecimiento de plantas exóticas.

Couvreur y colaboradores (2004), encontraron que durante la temporada de pastoreo, los herbívoros funcionan como un “vínculo móvil de organismos”, conectando las reservas naturales aisladas a través de la dispersión de semillas. Los caballos, burros y ganado en la actualidad pueden tener un rol similar al de los herbívoros silvestres extintos, teniendo influencia en el desarrollo de la vegetación y a largo plazo en la supervivencia de la población de plantas, por lo tanto los grandes herbívoros son importantes instrumentos en la restauración ecológica, especialmente en ecosistemas fragmentados

Se considera que la reducción en la herbivoría incrementa la posibilidad de éxito de las plantas invasoras (Lodge, 1993; Galatowitsch *et al.* 1999), y que la herbivoría selectiva de los mamíferos puede favorecer el incremento de la dominancia de especies nativas que no son apetitosas (Agustine y McNaughton, 1998).

1.2 Efecto de los Venados

Numerosos estudios han documentado cambios en la composición de las especies y las fallas en la regeneración debido a la abundante población de venados (Russell *et al.* 2001; Rooney y Waller, 2003). De la misma manera, las especies animales que dependen de las herbáceas y arbustos para comida y refugio a menudo se ven impactadas negativamente por el aumento de la población de venados (Casey y Hein,

1983; De Calesta, 1994). El aumento en el número de venados se debe principalmente a la regeneración, prohibición de la cacería, la eliminación de casi todos los depredadores naturales, o a los bien intencionados programas de restauración y al mosaico de hábitats (Alverson *et al.* 1988; Anderson, 1997).

Las plantas con una floración temprana son más vulnerables a la herbivoría intensa por venados (Agustine y Jordan, 1998), debido a que, durante el inicio de la primavera, los venados cambian de una dieta de leñosas a una dieta dominada por herbáceas conforme se van haciendo disponibles en la primavera (Skinner y Telfer, 1974). La dieta del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) puede contener más del 75% de plantas herbáceas (Crowford, 1982). Debido a las demandas energéticas para criar cervatillos, producción de leche y el desarrollo de la cornamenta, los venados necesitan una dieta primaveral alta en calidad y en calorías (Short, 1975; Crawford, 1982). Webster y colaboradores (2005), sugieren que el pastoreo por parte de una población creciente de venados es un factor importante que modela la flora de primavera, y se ha documentado que incluso algunas especies son capaces de enfrentar la herbivoría intensa de los venados a través de una aceleración en la germinación, floración y muerte (Frankland y Nelson, 2003) o mediante la reducción de la palatabilidad debido al gran contenido de alcaloides (Marten *et al.* 1976) y la baja digestibilidad de sus tejidos (Frame y Morrison, 1991).

El pastoreo está dirigido principalmente a plantas largas con flores y esto ocasiona que con una sola mordida se decremente el área foliar de la planta hasta en un 100% (Agustine y Frelich, 1998) esto hace que se interrumpa efectivamente el almacén de carbohidratos en los rizomas lo que resulta en una planta más corta al siguiente año (Lubber y Lechowicz, 1989).

Las exclusiones de herbívoros se convirtieron en un medio efectivo para documentar la respuesta de las comunidades actuales de plantas a la eliminación por pastoreo por venados. El cese definitivo del pastoreo por ungulados nativos no es deseable ya que a niveles moderados puede ser benéfico (Belsky, 1986), la respuesta de una comunidad de plantas a la exclusión de venados en las etapas de sobreabundancia de estos, es rápida y puede contribuir a una recuperación total de la comunidad de plantas, los resultados son prometedores para la restauración en regiones con intensa herbivoría por venados,

debido a que la herbivoría por venado retarda o evita la regeneración de la vegetación. Así mismo, es una limitante severa para la regeneración natural (Opperman y Merenlender, 2000)

Sin embargo una limitante de los estudios de exclusiones es la recolonización de especies vegetales en las exclusiones aisladas ya que muchas veces las herbáceas están limitadas por la dispersión, esto se debe a que la fuente de la población este distante del área protegida de la herbivoría (Matlack, 1994).

Agustine y colaboradores (1998) identificaron que a una densidad baja la herbivoría por venados no tiene un efecto perceptible en las poblaciones de plantas nativas, en pastizales esta relación tiene implicaciones directas para la conservación y restauración de especies de plantas en sistemas donde las poblaciones de herbívoros pueden manejarse.

Los efectos negativos de los venados en las plantas de las tierras inundables pueden ser mayores que en otros sitios, debido a las altas densidades de venados, esto debido a la remoción de sus predadores naturales y a la caza restringida (Reimenschneider *et al.* 1995).

1.3 Efecto de las Cabras

La introducción de cabras ferales (*Capra hircus*) en ecosistemas insulares, ha sido particularmente devastadora, provocando impactos directos e indirectos por sobrepastoreo, que a menudo resultan en la degradación del ecosistema y la pérdida de biodiversidad (Campbell y Donlan, 2005). La introducción de cabras es responsable de impactos importantes sobre la flora en Islas, incluyendo alteración de la estructura y composición de comunidades de plantas, causantes de extinción y aceleración de erosión de suelos (Spatz y Mueller Dombois, 1973; Coblenz, 1978; Parkes, 1984; Brennan, 1986, Coblenz y Van Vuren, 1987; Cronk, 1989; Walker, 1991; Moran, 1996; Desender *et al.* 1999). De acuerdo con Campbell y Donlan (2005), la remoción de poblaciones de cabras de las islas es una poderosa herramienta de conservación para prevenir extinciones y restaurar ecosistemas insulares.

2 EFECTO DE LOS LAGOMORFOS

Es ampliamente reconocido que los lagomorfos pueden causar alta mortalidad de plántulas y reducir el crecimiento en plantaciones forestales en zonas templadas (Aldous y Aldous, 1944; Blair y Langlinais, 1960; Guisti *et al.* 1992), debido a las altas sus grandes poblaciones (Chapman *et al.* 1982).

El impacto que tienen los conejos en las comunidades de plantas puede verse reflejados en los cambios en la abundancia y composición de especies (Edwards y Crawley, 1999; Hanley *et al.* 1995), tal es el caso de los pastizales, donde la competencia y la herbivoría, interactúan para favorecer la abundancia y la biomasa de ciertas especies herbáceas (del-Val y Crawley, 2005).

Holl y Quiros-Nietzen (1999) son los primeros en reportar que la herbivoría por conejos puede ser el factor negativo de mayor importancia en la reforestación tropical, encontraron que las plántulas que fueron capaces de sobrevivir y responder después del corte por conejos (*Sylvilagus dicei*) mostraron índices de crecimiento mucho menores a diferencia de las plantas que no sufrieron corte. Muchas plántulas son capaces de responder después del daño en los meristemos apicales. Algunos estudios muestran que el daño en los meristemos en las plántulas no reduce la supervivencia (Becker, 1983; Clark y Clark, 1985). Otros estudios sugieren que el daño físico en las plántulas tropicales puede ser la principal causa de mortalidad (Denslow, 1980; Aide, 1987; Clark y Clark, 1987, 1991). Holl y Quiros-Nietzen (1999) sugieren que las plántulas son capaces de responder después de que el meristemo apical es removido, pero puede no tener suficientes reservas para sobrevivir en largos periodos de tiempo.

Sin embargo los efectos de los lagomorfos no sólo pueden considerarse negativos ya que la remoción de suelo, pueden contribuir indirectamente a la persistencia de ciertas especies de plantas dentro de una comunidad. De esta manera los disturbios ocasionados por lagomorfos pueden operar bien en comunidades semiáridas para producir micrositios ricos en nutrientes y microorganismos que pueden funcionar para mantener la biodiversidad. Dhillon (1999) en una comunidad de *Quercus havardii* muestra que las características de los montículos de tierra producidos por conejos (*Sylvilagus*

auduboni) incrementa la supervivencia de plántulas, la biomasa de retoños y raíces, longitud de la raíz, infección de micorrizas y fijación de nutrientes, más en plantas que crecieron en los montículos que fuera de ellos. Los resultados indican que los conejos incrementan la riqueza de parches (por nutrientes y microbiano) favorable para el crecimiento de plántulas dominantes de pastos rosetofilos. De esta manera, los disturbios generados por los conejos producen heterogeneidad ambiental en la comunidad de encinos.

3 EFECTO DE LOS ROEDORES

La influencia de los ratones es menos conocida (Hulme, 1996; Keesing, 2001), a pesar de que, por ejemplo, las alteraciones del suelo que causan las tuzas pueden ser considerables (Huntly e Inouye, 1988). La herbivoría selectiva de las plantas por los roedores (Ostfeld *et al.* 1997) y la depredación de las semillas de cierto tamaño por las ratas canguro (Brown y Heske, 1990; Howe y Brown, 2000, 2001; Hoffmann y Redente, 1995) alteran la composición de especies y la diversidad de pastizales, bosques y desiertos. A diferencia de los ungulados de amplio rango, los cuales sólo usan y alteran una pequeña fracción del hábitat disponible (Senft *et al.* 1987).

Los roedores, a través de una presencia casi universal y la capacidad de un rápido incremento en número (Taitt y Krebs 1985), tienen potencialmente impactos profundos en la estructura y composición de los pastizales. Los efectos específicos en las especies tienen implicaciones generales en la diversidad. la reducción que hacen los ratones de campo sobre las plantas más comunes es de hasta 89% (Howe y Brown, 1999, 2000,2001; Cornell y Lawton, 1992). El punto en que las poblaciones de plantas disminuyen y aumentan, dependerá de que los ratones de campo se vuelvan escasos y de cuando los competidores de estas compensan y ocupan el espacio a corto y largo plazo (Belsky 1987,1992). En un sentido más general, los ratones de campo determinan la diversidad de las plantas y por lo tanto la estructura de la comunidad .

Howe y colaboradores (2002) encontraron que la herbivoría de *Microtus pennsylvanicus* reduce la densidad de leguminosas y pastos e incrementa las malezas menos apetitosas. Como en un bosque siempreverde en New York, los ratones de campo remueven algunas especies comunes y crean condiciones que conducen a la proliferación de otras

(Ostfeld y Canham, 1993; Ostfeld *et al.* 1997). Allí *M. pennsylvanicus* eliminó plántulas de algunas plantas de bosque siempre verde durante la sucesión del campo antiguo y redujo otras hasta en un 80%, por lo tanto tuvo un efecto en el curso de la sucesión. Por otro lado, los efectos de los roedores en bosques templados fragmentados, pueden afectar negativamente la supervivencia de plántulas de especies arbóreas, principalmente en pequeños parches de vegetación (del-Val *et al.* 2007).

En las praderas, los ratones de campo pueden tener una función cíclica forzando en las poblaciones con densidades altas, a reducir o eliminar algunas plantas cada cierto número de años, permitiendo una recuperación parcial cuando los animales se vuelven más escasos. Ya sea la depredación, el agotamiento de los recursos, caos o alguna mezcla de dinámicas de los factores son los que producen las fluctuaciones poblacionales en los roedores (Turchin y Ellner, 2000; Turchin y Batzli, 2001). Si los ratones de campo eliminan plantas claves en la comunidad, como las leguminosas que fijan nitrógeno al suelo (Sirotnak y Huntly, 2000), sus efectos pueden llegar más allá de la simple represión y liberación de especies.

Tras la herbivoría, los herbívoros dejan semillas, plántulas, juveniles y adultos dañados o aturcidos, o vigorosas rosetas en espera, lo cual influyen en la respuesta potencial para un futuro cambio (Howe y Miriti, 2000). Las especies eliminadas pueden recolonizar, pero en desventaja con los sobrevivientes ya establecidos que son tolerantes o que aumentan debido a la herbivoría sobre los competidores (Belsky, 1987).

Los ratones de campo prosperan mejor en los campos de plantaciones forrajeras, pasturas o en sucesiones de campos antiguos que en las praderas nativas, debido a que, las pasturas leguminosas y los pastos cultivados para el ganado son más apetitosos que las plantas nativas de las praderas (Batzli y Cole, 1979; Lindroth y Batzli, 1984). Howe *et al.* (2002) tienen la hipótesis de que las praderas nativas, o restauraciones artificiales que las imitan, muestran poca evidencia de la depredación de los ratones debido a las grandes cantidades de pastos altos (*Andropogon*) o a que las dicotiledóneas que no son apetitosas (*Echinacea*, *Heliopsis*, *Silphium*) han sido favorecidas por milenios de supresión por parte de los roedores hacia los competidores apetitosos. Un resultado confirmado por la ausencia de herbivoría en plantaciones con una predominancia de

tales especies (Howe y Brown, 2000, 2001). Como ejemplo, los pastos altos de Norte América donde los grandes ungulados y los pequeños roedores coexisten, un grupo compensa parcialmente la ausencia del otro en los efectos sobre la vegetación como en el Serengeti en África (Young *et al.* 1998; Keesing, 2001). Una consecuencia de la herbivoría de los ratones, al igual que la de los moluscos y los insectos en los pastizales, puede ser el de acelerar la sucesión de las plantas incomedibles de sucesión tardía (Fraser y Grime, 1999).

Los roedores además tienen impactos significativos como granívoros, Hoffmann y Redente (1995) investigaron si la depredación selectiva de semilla por roedores, donde el forrajeo de semillas estuvo relacionado positivamente con su tamaño y el crecimiento de los estolones, fue compensado por la depredación todo el tiempo de semillas. Como se muestra en un experimento realizado en Wisconsin donde los efectos iniciales del agotamiento de semillas por parte de los roedores que prefieren semillas grandes (mayores de 15 mg semillas⁻¹) en vez de semillas pequeñas (menores o iguales de 1.5mg semillas⁻¹) que tienen efectos persistentes en el incremento de la diversidad de plantas a través de la supresión y la liberación de las semillas pequeñas (Howe y Brown, 2000, 2001). Sin embargo Hoffmann y Redente (1995) indican que la predación selectiva de semillas por el forrajeo libre de roedores puede restringir el establecimiento de especies con grandes semillas, cuando los recursos, estrés, herbivoría y mala hierba son eliminados o reducidos. Comúnmente la herbivoría puede tener gran influencia en el establecimiento de plántulas y las dinámicas de la vegetación.

Otros granívoros como las aves y las hormigas (Brown *et al.* 1979) pueden recuperar las semillas que transmitieron o trajeron a la superficie, los roedores forrajeros. Los granívoros pueden actuar solos o en conjunto con herbívoros para restringir el establecimiento de plántulas.

Las comunidades con especies de semillas grandes que crecen lentamente pueden ser más sensibles a los efectos de la depredación de semillas CITA. Además, los granívoros pueden reducir la variabilidad genética en poblaciones donde la propagación clonal llega a ser más importante que el crecimiento individual de las plántulas. La rata canguro sirve como dispersor de semillas cuando oculta las semillas en los escondites de las superficies y no las recupera (Price y Jenkins, 1986) a pesar de que la dispersión

de semillas es considerado un mutualismo natural en comunidades. En sitios de conflicto por la remoción de semillas se pueden ser cercadas pequeñas áreas con el objetivo de crear sitios específicos de revegetación (Hoffmann y Redente, 1995).

Allen *et al.* (1984) notaron que en el Monte Santa Helena, donde las tierras no se sepultaron profundamente por la ceniza, las ardillas amontonaron y contuvieron tierras antiguas. De este modo se presentaron organismos residuales en la superficie de la arena. Estos montones de tierra se volvieron sitios donde se favoreció el establecimiento de plantas debido a que se mejoró el estado de nutrientes y la presencia de hongos micorrizicos benéficos capaces de iniciar una asociación mutualista con las plantas invasoras (Allen y McMahon, 1988).

CONCLUSIONES

En la interacción de herbivoría las plantas dañadas pueden resultar perjudicadas, no mostrar efectos o mostrar una sobrecompensación mientras que los herbívoros se benefician de la relación. La herbivoría selectiva de los mamíferos tiene una gran influencia en la alteración de la estructura y composición en las comunidades de plantas ya que tienen el potencial para cambiar la dinámica de la comunidad, reduciendo o eliminando especies dominantes, y puede también favorecer el incremento de la dominancia de especies nativas que no son palatables. La mayoría de los trabajos señalan efectos negativos de la herbivoría sobre las poblaciones de plantas y la sucesión ecológica, sin embargo algunos señalan que, niveles moderados de herbivoría pueden ser benéficos dependiendo del ecosistema, pero si la población de herbívoros aumenta puede causar índices bajos de crecimiento y supervivencia, fallas en la regeneración, además en los casos más extremos pueden causar extinciones locales.

Niveles moderados de herbivoría pueden representar una herramienta útil en trabajos de restauración ecológica en algunos sistemas ya que son buenos dispersores de semillas y pueden crear condiciones de heterogeneidad medioambiental. En ecosistemas fragmentados los herbívoros pueden ser utilizados como un vínculo móvil de organismos para la dispersión de semillas para conectar las reservas naturales aisladas y favorecer el desarrollo de la vegetación.

BIBLIOGRAFÍA

- Abott I. 1984. Emergence, early survival, and growth of seedlings of six tree species in Mediterranean forest of Western Australia. *Forest Ecology and Management* 9:51-66.
- Aide T.M. 1987. Limbfalls a major cause of sapling mortality for tropical forest plants. *Biotropica* 19:284-285.
- Aldous C.M., S.E. Aldous. 1944. The snowshoe hare-a serious enemy of forest plantations. *Journal of Forestry* 42:88-94.
- Allen M.F., Allen E.B. and Gómez-Pompa A. 2005. Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms. *Restoration Ecology*. 13:325-333.
- Alverson W.S., D.M Walter. S.L Solheim. 1988. Forest too deer: edge effects in northern Wisconsin. *Conservation Biology* 2:348-358.
- Anderson R.C. 1997. Native pests: the impacts of deer in highly fragmented habitats. In: Schwartz, M.W. (Ed) *Conservation in Highly Fragmented Landscapes*. Chapman and Hall, New York, pp. 117-134.
- Anderson R.C., A.J. Katz. 1993. Recovery of browse-sensitive tree species following release from white-tailed deer *Odocoileus virginianus* Zimmerman browsing pressure. *Biological Conservation* 63:203-208.
- Anderson R.C., S.S. Dhillon S.S. T.M. Kelly. 1996. Aspects of the ecology of a invasive plant, garlic mustard (*Alliaria petiolata*), in central Illinois. *Restoration Ecology* 4:181-191.
- Atsatt, P. R., D.J.Odowd. 1976. Plant defense guilds. *Science*. 193:24-29
- Augustine D.J., L.E. Frelich. 1998. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conservation Biology* 12:1995-1004.
- Augustine D.J., L.E. Frelich, M.A. Jordan. 1998. Evidence for two alternate stable status in an ungulate grazing system. *Ecological Applications*. 8:1260-1269.
- Augustine D.J., S.T McNaughtln,. 1998. Ungulate effect on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- Auld T.D. 1995. Seedlings survival under grazing in the arid perennial *Acacia oswaldii*. *Biological Conservation* 72:27-32.
- Asquith N.M., S.J Wright, M.J. Clauss. 1997. Does mammals community composition

- control recruitment in neotropical forest? Evidence from Panama. *Ecology* 78:941-946.
- Bakker E.S., H. Olff, C Vandenberghe, K. de Maeyer, R. Smit, J.M. Gleichman. 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 44:571-582.
- Batzli G.O., F.R. Cole. 1979. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage. *Journal of Mammals* 60:740-750.
- Becker P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of *Shorea* seedlings. In: Sutton SL, Whitmore TC Chadwick AC (Eds). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell, Oxford pp 241-252.
- Belsky A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127:870-892.
- Belsky A.J. 1987. The effects of grazing: confounding the ecosystem, community, and organism scales. *American Naturalist* 129:777-783.
- Belsky A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3:187-200.
- Belsky A.J., J.L. Gelband. 2000. Livestock grazing and weed invasion in the arid west. Oregon Natural Desert Association, Portland.
- Bestelmeyer, B.T., N.I.Khalil, P.C. Debra P.C. 2007. Does Shrub invasion indirectly limit grass establishment via seedling herbivory? A test at grassland-shrubland ecotones. *Journal of Vegetation Science*. 18: 363-370.
- Blair R.M. M.J. Langlinais. 1960. Nutria and swamp rabbit damage baldcypress plantings. *Journal of Forestry* 58:388-389.
- Blanco-Garcia A, Lindig-Cisneros R. 2005 Incorporating restoration in sustainable forestry management: Using pine bark mulch to improve native-species establishment on tephra deposits. *Restoration Ecology* 13: 703-709.
- Brennan P. 1986. Anthropogenic modification of vegetation on continental islands: southern section, Great Barrier Reef. Honors Thesis. Geographical Sciences, University of Queensland, St Lucia, Brisbane.
- Brown J.H., E.J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by keystone rodent guild. *Science* 250:1705-1707.
- Brown J.H., O.J. Reichman, D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 201-227.

- Campbell K., J.C. Donlan. 2005. Feral Goat Eradications on Islands. *Conservation Biology* 19:1362-1374.
- Case R.L., J.B. Kauffman. 1997. Wild ungulate influences on the recovery of willows, black cottonwood, and thin-leaf alder following cessation of cattle grazing in northeast Oregon. *Northwest Science* 71:115-126.
- Casey D., D. Hein. 1983. Effects of heavy browsing on a bird community in deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 47:829-836.
- Chapman J.A., J.G. Hockman, W.R. Edwards. 1982. Cottontails. In: Chapman JA, Feldhamer GA (Eds). *Wild Mammals of North America*. Johns Hopkins Press, Baltimore, MD pp 83-123.
- Clark D.B., D.A. Clark. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- Clark D.B., D.A. Clark. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884-1892.
- Clark D.B., D.A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- Coblentz B.E. 1978. The effects of feral goats (*Capra bircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation* 13:279-285.
- Coblentz B.E., V.D. Vuren. 1987 Effects of feral goats (*Capra bircus*) on Aldabra Atoll. *Atoll Research Bulletin* 306:1-6.
- Coley P.D., J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Cornell H.V., J. Lawton. 1982. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-12.
- Couvreur M.C., B.K. Varheyen, M. Hermy. 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7:229-236.
- Crawford H.S. 1982. Seasonal food selection and digestibility by tame white-tailed deer in central Maine. *Journal of Wildlife Management* 46:974-982.
- Crawley M.J., C.R. Long. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83, 683-696.
- Cronk Q.C. 1989. The past and present vegetation of St. Helena. *Journal of*

- Biogeography 16:47-64.
- Davies R.J. 1987. Trees and weeds-weed control for successful tree establishment. Forestry Commission Handbook 2. HMSO, London.
- De Calesta D.S. 1994. Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 58:711-718.
- Denslow J.S. 1980. Notes on the seedling ecology of large-seeded species of Bombacaceae. *Biotropica*. 12:220-222.
- Desender K., L. Baert, J.P Maelfait, P. Verdick. 1999. Conservation on Volcan Alcedo (Galapagos): terrestrial invertebrates and the impact of introduced feral goats. *Biological Conservation* 87:303-310
- Dhillion S.S. 1999. Environmental Heterogeneity, Animal Disturbances, Microsite Characteristics, and Seedling Establishment in a *Quercus havardii* Community. *Restoration Ecology*. 7:399-406.
- Edwards GR, M.J. Crawley. 1999. Herbivores, seed bank and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal Ecology* 87:423-435.
- Fleishner T.L. 1994. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8:629-644.
- Fletcher J.D., L.A. Shipley, W.J. McShea, D.L. Shumway. 2001. Wildlife herbivory and rare plants: the effects of white-tailed deer, rodents, and insects on growth and survival of Turk's cap lily. *Biological Conservation* 101:229-238.
- Frame J., M.W. Morrison. 1991. Herbage productivity of prairie grass, reed canarygrass and phalaris. *Agronomy Journal* 71:627-630.
- Frankland F., T. Nelson. 2003. Impacts of white-tailed deer on spring wildflowers in Illinois, USA. *Natural Areas Journal* 23:341-348.
- Fraser L.H., J.P Grime. 1999. Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal Ecology* 87:514-525.
- Galatowitsch S.M., N.O. Anderson. P.D. Ascher. 1999. Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands* 19:733-755.
- Guisti G.A., R.H. Schmidt, R.M. Tinn, J.E. Borrecco, T.P. Sullivan. 1992. The lagomorphs: rabbits, hares and pika. In: Black HC(Ed). *Silvicultural Approaches to Animal Damage Management in Pacific Northwest forests*. United State Department of agriculture. Forest Service Pacific northwest Research Station, Portland, OR, pp. 289-307.
- Hanley M.E., M. Fenner, P.J. Edwards .1995. An experimental field study of the effects

- of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grassland. *Journal of Ecology* 83:621–627
- Harper, J. L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposium in Biology 22:48–62.
- Hjalten J., D. Danell, L. Ericson. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology*. 74:1136-1142.
- Hoffmann L.A., E.F. Redente. 1995. Effects of selective seed predation by rodents on shortgrass establishment. *Ecological Applications*. 5:200-208.
- Holdridge L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*. 105:367-368.
- Holl K.D. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109.
- Holl D.K., E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on Reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87:391-395.
- Howe H.F., J.S. Brown. 1999. Effects of birds and rodents on synthetic tallgrass communities. *Ecology*. 80:1776-1781.
- Howe H.F. J.S. Brown. 2000. Early consequences of rodent granivory on syntetic dicot communities. *Ecological Applications*. 10:917-924.
- Howe H.F., J.S Brown. 2001. The ghost of granivory past. *Ecology Letters*. 4:371-378.
- Howe H.F., J.S. Brown, Zorn-Arnold. 2002. A rodent plague on prairie diversity. *Ecology Letters*. 5:30-36.
- Howe H.F., M.N. Miriti. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* 15:434-436.
- Hulme P.E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82:873-880.
- Hulme P.E. 1996. Herbivory, plant regeneration and species coexistence. *Journal Ecology* 84:609-616.
- Huntly N., R. Inouye. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms. *Bioscience* 38:786-793.
- Keesing F. 2001. Cryptic consumers and the ecology of an African savanna. *Bioscience* 50:205-215.
- Kimball S., P.M. Schiffman. 2003. Differing Effects of Cattle Grazing on Native and Alien Plants. *Conservation Biology*. 17:1681-1693.

- Kuiters A.T., P.A. Slim. 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in Dutch forest-heathland, following a reduction in ungulate density. *Biological Conservation* 105:65-74.
- Kuiters A.T., P.A. Slim. 2003. Tree colonization of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management*. 1981:239-251.
- Lennartson T., J. Tuomi, P. Nilsson. 1997. Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *The American Naturalist*. 149:1147-1155.
- Lennartson T., P. Nilsson. J. Tuomi. 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79:1061-1072.
- Lindroth R.L., G.O. Batzli. 1984. Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bruegrass and prairie habitats. *Journal Mammal* 65:600-606.
- Lodge D.M. 1993. Biological Invasion: lesson for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133-137.
- Lubber A.E., M.J. Lechowicz. 1989. Effects of leaf removal reproduction vs. belowground storage in *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 70:85-96.
- Marquis D.A. 1977. Devices to protect seedlings from deer browsing. United States Department of Agriculture Research Note NE-243.
- Marquis D.A., R. Brenneman. 1981. The impact of deer on forest vegetation in Pennsylvania. United States Department of Agriculture, Forest Service General Technical Report NE-65.
- Marten G.C., R.M. Jordan, A.W. Hovin. 1976. Biological significance of reed canarygrass alkaloids and associated palatability variation to grazing sheep and cattle. *Agronomy Journal* 68:909-913.
- Matlack, G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75:1491-1502.
- May R. M 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269:471-477.
- Mayer A.L., M. Rietkerk. 2004. The Dynamic Regime Concept for Ecosystem Management and restoration. *Bioscience* 54:1013-1020
- McAuliffe J.R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree: *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67:276-280.
- McNaughton S.J.1978. Serengeti ungulates; feeding selectivity influences the

- effectiveness of plant defence guilds. *Science* 199:806-807.
- Moran R. 1996. The flora of Guadalupe Island, Mexico. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 19:1-190.
- Nepstad D.C., C. Uhl, C.A. Pereira, J.M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:25-39.
- Nickel A.M., B.J. Danielson, K.A. Moloney . 2003. Wooded habitat edges as refugia from microtine herbivory in tallgrass prairies. *Oikos* 100: 525-533.
- Noy-Mair I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator graphs. *Journal Ecology* 63:459-481.
- Nuzzo V.A. 1999. Invasion patterns of the herb garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in high quality forests. *Biological invasions* 1:169-179.
- Olf H. and Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13:261-265.
- Olf H., F.W.M. Vera, J. Brokdam, E.S. Bakker, J.M. Gleichman, K.D. de Meyer, R. Smit. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alteration of plant facilitation and competition. *Plant Biology*. 1:127-137.
- Opperman J.J., A.M. Merenlender. 2000. Deer Herbivory as an Ecological Constraint to Restoration of Degraded Riparian Corridors. *Restoration Ecology*. 8:41-47.
- Ostfeld R.S., C.D. Canham. 1993. Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in old fields. *Ecology* 74:1792-1801.
- Ostfeld R.S., R.H. Manson, C.D. Canham. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78:1531-1542.
- Owen D.F., R.G Wiegert. 1981. Mutualism between grasses and grazers: and evolutionary hypothesis. *Oikos* 36:376-378.
- Paige K.N., T.J. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist*. 129:407-416.
- Parkes J.P. 1984. Ferals goats of Raoul Island. II. Diet and notes on the flora. *New Zealand journal of Ecology* 7:95-101.
- Peet R.K., L..D.C. Glenn, W.J. Walter. 1983. Predictions of man's impact on plant species diversity. In: *Man's Impact on Vegetation* (eds Holzner W., Werger M.J.A. and Ikusima I.). Dr W. Junk, The Hague, pp 41-54.
- Peterken G.F., M. Game. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal*

- Ecology 72:155-182.
- Pettit N.E., R.H. Froend. 2000. Regeneration of degraded woodland remnants after relief from livestock grazing. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 83:65-74.
- Platts W.S. 1991. Livestock grazing. Pages 389-423 in W.R. Meehan, editor. Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. Special Publication 19. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Price M.V., S.H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Pages 191-235 in D.R. Murray, editor. Seed dispersal. Academic Press, New York, New York, USA.
- Riemenschneider V., T.B. Cordell, B. Allison. 1995. Impact of white-tailed deer on plant cover and biomass in Potato Creek State Park, St Joseph County, Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 104:35-41.
- Rooney T.P., D.M. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystem. *Forest Ecology and Management* 181:165-176.
- Rousset O., J. Lepart. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10:493-502.
- Russell F.L., D.B. Zippin, N.L. Fowler. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: a review. *American Midland Naturalist* 146:1-26.
- Senft R.L., M.B. Coughenour, D.W. Bailey, L.R. Rittenhouse, O.E. Sala, D.M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* 37:790-799.
- Shelton A.L., R.S. Inouye. 1995. Effect of browsing by deer on growth and reproductive success of *Lactuca Canadensis* (Asteraceae). *American Midland Naturalist* 134:332-339.
- Short H.L. 1975. Nutrition of southern deer in different seasons. *Journal of Wildlife Management* 39:321-329.
- Sirotnak J.M., N.J. Huntly. 2000. Direct and indirect effects of herbivores on nitrogen dynamics: voles in riparian areas. *Ecology* 81:78-87.
- Skinner W.R., E.S. Telfer. 1974. Spring, summer, and the fall foods of deer in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management* 38:210-214
- Spatz G., D. Mueller-Dombois. 1973. The influence of feral goats on oak tree reproduction in Hawaii Volcanoes National Park. *Ecology* 54:870-876.

- Smit C., D. Béguin, A. Buttler, H. Müller-Schärer. 2005. Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science* 16:209-214.
- Sork V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68:1341-1350.
- Strauss S.Y., A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*. 142:179-185.
- Sun D., G.R. Dickinson. 1996. The competition effect of *Brachiaria decumbens* on the early growth of direct-seeded trees of *Alphitonia petriei* in tropical north Australia. *Biotropica* 28:272-276.
- Sweeney B.W. 1992. Streamside forests and the physical, chemical, and trophic characteristics of piedmont streams in eastern North America. *Water Science and Technology* 26:2653-2673.
- Sweeney B.W. 1993. Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in eastern North America. *Proceedings on the Academy of Natural Science of Philadelphia* 144:291-340.
- Sweeney B.W., S.J. Czapka, T. Yerkes. 2002. Riparian Forest Restoration: Increasing Success by Reducing Plant Competition and Herbivory *Restoration Ecology*. 10:392-400.
- Taitt M.J., C.J. Krebs. 1985. Populations dynamics and cycles. In: *Biology of New World Microtus* (ed. Tamarin, R.H.). Special Publication no. 8. American Society of Mammologists, Lawrence, Kansas, pp. 567-620.
- Terborgh J., S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forest. *Ecology* 75:1829-1833.
- Turchin P., G.O. Batzli. 2001. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology* 82:1521-1534.
- Turchin P., S.P. Ellner. 2000. Living on the edge of chaos: population dynamics of Fennoscandian voles. *Ecology* 81:3099-3116.
- Wallis de Vries M.F., E.A. Laca, M.W. Demment. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* 121:355-363.
- Walker T.A. 1991. Pisonia Islands of the Great Barrier Reef: Part II. Changes in the vascular flora of Lady Musgrave Island. *Atoll Research Bulletin* 350:31-41.
- Webster C.R., M.A. Jenkins, J.H. Rock. 2005. Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park,

USA. *Biological Conservation* 125:297-307.

Weis A.E., M.R. Berenbaum.1989. Herbivorous insects and green plants. In: Abrahamson WG (ed) *Plant–animal interactions*. McGraw Hill, New York, pp 123–162

CAPÍTULO 2. EXPERIMENTAL

INTRODUCCIÓN

La comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), es reconocida a nivel internacional por el manejo sustentable de sus bosques, y debido a que de ellos obtienen la materia prima para su empresa (madera y resina) tienen interés en restaurar las áreas desprovistas de vegetación, como son los arenales que no han tenido un desarrollo de especies forestales debido a que las plantas pioneras no han sido reemplazadas por especies sucesionales tardías. Estudios realizados en otro arenal de la comunidad de NSJP denominado “Mesa de Cutzato” sugieren que la profundidad de la ceniza volcánica es un factor limitante que tiene un efecto diferencial en el establecimiento de las plantas, de tal forma que, la distribución espacial de las plantas en los arenales parece estar relacionada con la profundidad de la arena que afecta los patrones de establecimiento y crecimiento de las plantas (Gómez-Romero *et al.* 2006). Otros factores que limitan o afectan el establecimiento de diferentes especies de plantas nativas en el arenal son las temperaturas extremas y la herbivoría (Blanco-García y Lindig-Cisneros, 2005).

Blanco (2005) señala que la supervivencia de *Lupinus elegans* fue afectada por la herbivoría de mamíferos pequeños, la erosión pluvial y las bajas temperaturas durante el invierno. La herbivoría por mamíferos pequeños afectó principalmente a los individuos de *Lupinus elegans* de menor tamaño. Los daños por herbivoría en el sitio son similares a los que reportan Holl y Quiros-Nietzen (1999) en un experimento de reforestación en Costa Rica, en donde los conejos depredaron el 64% de las plántulas sembradas o el de Bonfil y colaboradores (1998), quienes reportaron daños por herbivoría del 78% en plántulas de *Quercus rugosa* en experimentos de reintroducción de esta especie en matorrales perturbados al sur de la Ciudad de México.

En la mesa de Cutzato la herbivoría fue particularmente intensa en época de lluvias, durante los meses de agosto, septiembre y octubre (Blanco 2005), a diferencia de otros sitios en donde la mayor incidencia de herbivoría ocurre en época de secas (Bonfil *et al.* 2000). Los resultados obtenidos por Blanco (2005) sugieren que la talla de *Lupinus elegans* determina la susceptibilidad a la herbivoría, lo que coincide con otros estudios;

por ejemplo Rodríguez de la Vega (2003) encontró que el tamaño inicial de las plántulas de *Senecio praecox* es importante para su supervivencia en sitios descubiertos (pero no en sitios protegidos con plantas nodrizas) del Ajusco medio, al sur de la Ciudad de México. En un estudio de seguimiento en la mesa de Cutzato (2003-2004) se logró disminuir la afectación por erosión pluvial y por herbivoría con la excavación de zanjas de nivel y el cercado con malla de gallinero respectivamente (Blanco, 2005).

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA

Localización. La comunidad de San Juan Nuevo Parangaricutiro, se localiza al oeste del Estado Michoacán, en las coordenadas 19°25' de latitud norte y 102°08' de longitud oeste, a una altura de 1,880 metros sobre el nivel del mar. Limita al norte con Uruapan, al sur con Parícuaro y Gabriel Zamora y al oeste con Peribán y Tancítaro. Su distancia a la capital del Estado es de 135km. Tiene una extensión de 234.31km² y representa un 0.40% de la superficie total del Estado.

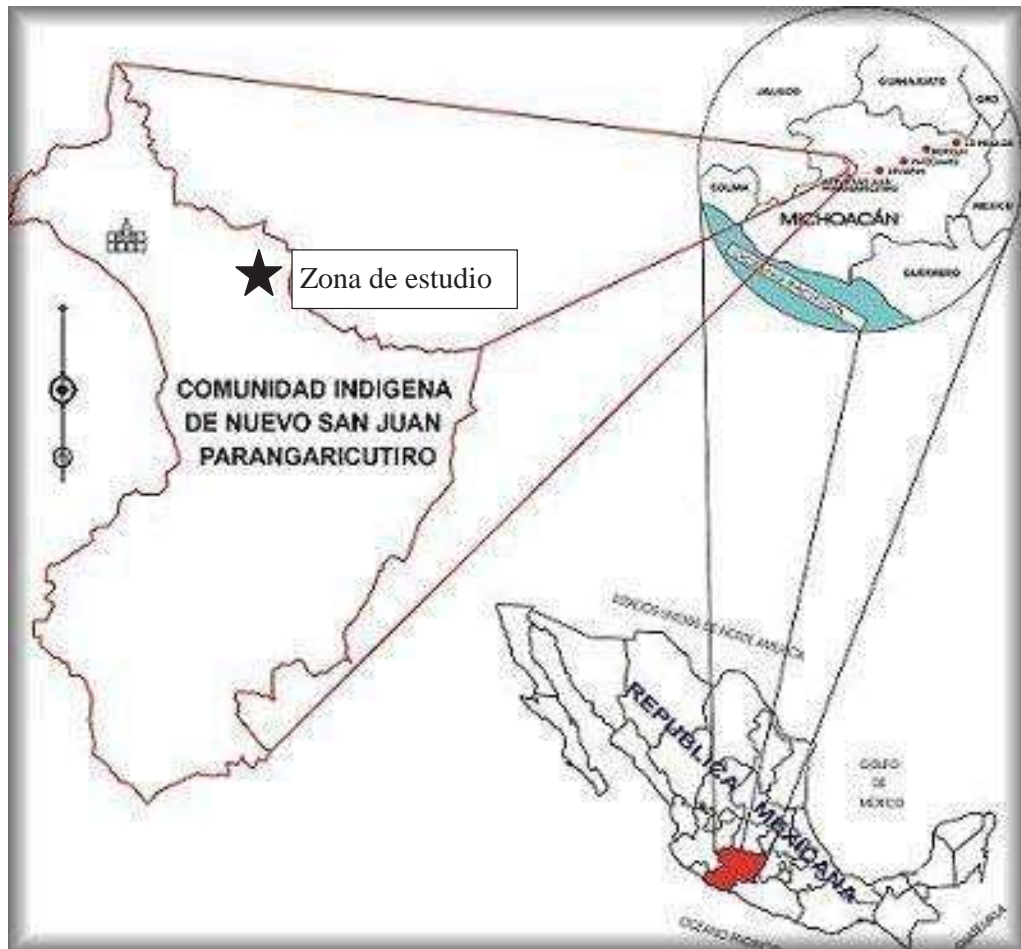


Fig.2. Sitio de estudio

Fisiografía. La cadena montañosa que atraviesa la comunidad es el eje Neovolcánico y tiene una topografía accidentada con pendientes que van desde 5% hasta 80% en lomeríos y laderas muy pronunciadas.

Orografía. Su relieve lo constituyen el sistema Neovolcánico transversal, el volcán Paricutín y los cerros: Prieto con 3200 msnm, de la Laguna con 3100 msnm, Pario con 2910 msnm, Cerro de San Nicolás 2900 msnm y Cutzato con 2800 msnm.

Hidrografía. Su hidrografía está constituida por el río Los Conejos y el manantial del mismo nombre.

Suelos. Andosoles de textura media, regosoles y feozem. Los suelos del municipio datan de los periodos cenozoico, terciario y mioceno; corresponden principalmente a los del tipo podzólico. Su uso es primordialmente forestal y en menor proporción agrícola y ganadero.

Clima. Su clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano. La temperatura media anual es de 15.1°C, la mínima se presenta en diciembre y la máxima en mayo. Tiene una precipitación pluvial anual de 1,496.6 milímetros, el mes de marzo es el más seco, junio es el de mayor precipitación (351.5 mm); el 88% de la precipitación se distribuye durante los meses de junio a octubre.

Vegetación. Predomina el bosque de coníferas, compuesto por pino, pino-encino, pino-oyamel. Las principales especies son: *Pinus pseudostrobus*, *P. michoacana*, *P. montezumae*, *P. leiophylla*, *P. douglasiana*, *Quercus candiacans*, *Q. lauriana*, *Q. rugosa*, *Q. obtusata*, *Abies religiosa*, con sotobosque abundante de especies arbustivas.

Fauna. Se han reportado lo siguientes mamíferos: *Didelphis virginiana*, *Sorex saussurei*, *S. monticolus*, *Dasyus novemcinctus*, *Sylvilagus floridanus*, *Sciurus aureogaster*, *Spermophilus variegatus*, *Microtus mexicanus*, *Neotoma mexicana*, *Peromyscus maniculatus*, *P. aztecas*, *P. truei*, *Reithrodontomys sumichrasti*, *R. fulvescens*, *R. mexicanus*, *Sigmodon fulviventris*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Bassariscus astutus*, *Procyon lotor*, *Conepatus mesoleucus*, *Mephitis macroura*, *Spilogale putorius*, *Lynx rufus*, *Canis latrans*, *Odocoileus virginianus* (Torres et al. 2005)

OBJETIVOS

- Cuantificar el efecto de la herbivoría como una posible barrera que limita la sucesión en los arenales de origen volcánico del volcán Parícutín.
- Cuantificar el efecto de exclusiones contra mamíferos herbívoros en el desarrollo de la vegetación nativa en los arenales.
- Evaluar el efecto de la distancia del borde de bosque en el reclutamiento de plantas.
- Evaluar la presencia de mamíferos pequeños en los arenales como posibles responsables del consumo de la vegetación.
- Evaluar el efecto de la adición de un acolchado (paja) sobre el reclutamiento de plántulas.
- Describir la estructura de las comunidades experimentales de los arenales desde el punto de vista filogenético.

MATERIALES Y MÉTODOS

Experimento en campo

El experimento se montó en el paraje conocido como “Llano de Pario” en NSJP. Las evaluaciones del experimento se realizaron una vez por mes durante la temporada de lluvias del 2008, se establecieron 144 parcelas circulares con un área de 1m² cada una. Del total de parcelas, 72 fueron cercadas para protegerlas contra mamíferos herbívoros pequeños con malla de gallinero, por lo tanto 72 se mantuvieron sin cercado contra herbívoros. Se adicionaron dos cantidades de paja (tabla 1) para evaluar el efecto de una cobertura al suelo sobre el reclutamiento de plántulas y su posible interacción con los herbívoros.

Tabla 1. Tratamientos de las parcelas experimentales.

NÚMERO DE PARCELAS	CERCADO	PAJA 227 GR.	PAJA 576 GR.
24	X	X	
24	X		X
24	X		
24		X	
24			X
24 Control			

Las parcelas experimentales se distribuyeron a diferentes distancias del borde del bosque determinadas al azar hacia el centro del arenal y el arreglo final se ilustra en la figura 3.

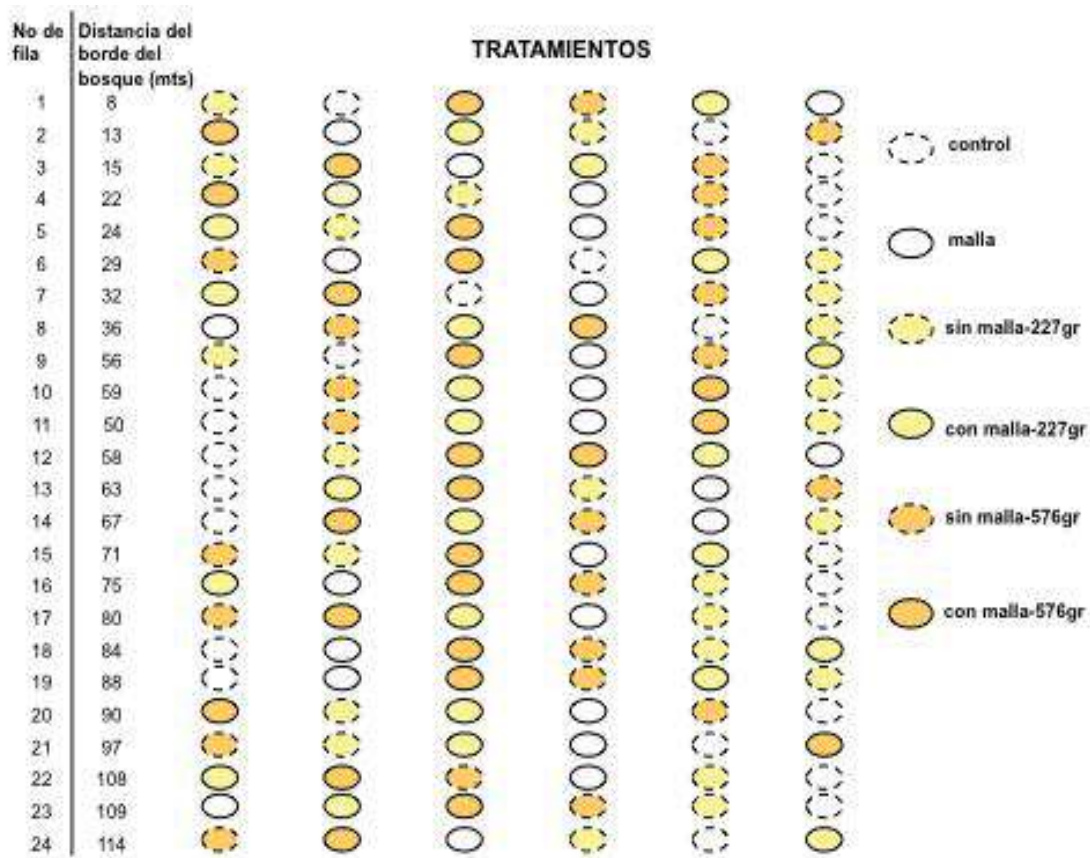


Figura 3. Arreglo de los tratamientos en las parcelas experimentales, 227gr y 576gr corresponden a la cantidad de paja que se les adicionó a las parcelas.

Evaluación de la presencia de herbívoros:

Se utilizaron trampas de arena con cebo para atraer a los pequeños mamíferos herbívoros y registrar sus huellas. Se colocaron tres trampas cada tres filas del experimento, se cernió arena del sitio colocándola en un área de 1m² en medio de cada trampa y se colocaron diferentes cebos: zanahoria picada, manzana molida, avena con vainilla y crema de cacahuete. El cebo se colocó en la tarde y se revisó en la mañana del día siguiente. El muestreo para evaluar la presencia de herbívoros se realizó a principios de la temporada de lluvias en el mes de junio (2009).

Experimento en invernadero:

Para determinar las especies cuyas semillas se encontraban en la paja y pudieran establecerse en el experimento de campo, se llevó a cabo un ensayo en charolas con un medio de crecimiento estéril (creci-root[®] que contiene: fibra de coco, corteza de árbol y fertilizante de liberación prolongada) donde se colocó una capa de paja del mismo lote

que se utilizó para el experimento. Las charolas fueron colocadas en una casa de sombra y fueron regadas hasta que ya no emergieran más plántulas en un período de un mes.

Para evaluar el banco de semillas se tomaron muestras de suelo de las 24 filas del experimento de campo las cuales se mezclaron con *creci-root*[®] para posteriormente colocar la mezcla en charolas, y esperar la germinación de las semillas y poder identificar las especies que se encuentran en el banco de semillas que tal vez por las condiciones del sitio no pueden germinar en campo.

Estructura filogenética:

Para determinar la cercanía filogenética entre las comunidades vegetales que colonizaron las parcelas experimentales de los arenales se siguió la metodología propuesta por Webb (2000), de acuerdo con la cual, en base a un árbol filogenético (en este caso el árbol del APG II, 2003, figura 4) se cuenta la distancia nodal a la que se encuentran los taxa, es decir se cuentan los nodos entre ellos y se forma una matriz como la que se muestra en la tabla 3, en la cual se suman las distancias y se dividen entre el número de taxa para darnos una aproximación ecológica de la disimilitud. Debido a que el árbol del APG II a nivel de órdenes, dado que esa es la categoría taxonómica que maneja, se ubicaron las diferentes especies en este nivel taxonómico para poder trabajar con este árbol (tabla 2) y construir nuestra matriz de distancias nodales (tabla 3).

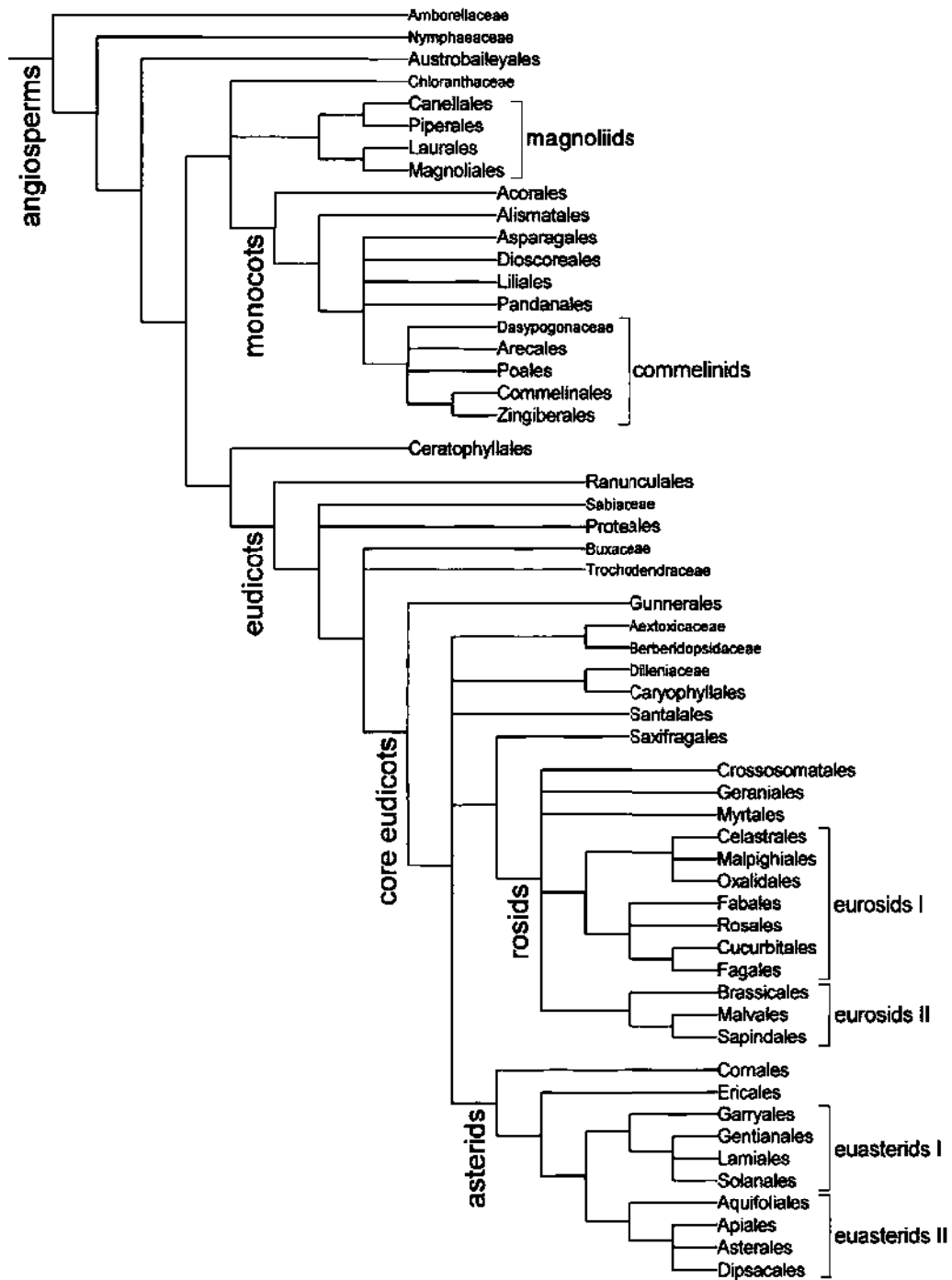


Figura 4. Árbol filogenético de las angiospermas. The Angiosperm Phylogeny Group (APG II, 2003).

Tabla. 2. Órdenes y Familias a las que pertenecen las especies encontradas en el experimento.

Orden	Familia	Género y especie
Asterales	Asteraceae 1	
Asterales	Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Coniza coronopifolia</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Gnaphalium attenuatum</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Heteroteca inuloides</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Senecio salignus</i>
Asterales	Asteraceae	<i>Tagetes micrantha</i>
Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Drymaria effusa</i>
Comelinales	Commelinaceae	<i>Comelina tuberosa</i>
Poales	Cyperaceae	<i>Cyperus 1</i>
Poales	Cyperaceae	<i>Cyperus 2</i>
Poales	Cyperaceae	<i>Cyperus 3</i>
Fabales	Fabaceae	<i>Dalea towiny</i>
Fabales	Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>
Malpighiales	Guttiferae	<i>Hypericum philonotis</i>
Solanales	Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platicarpa</i>
Lamiales	Labiatae	<i>Prunela vulgaris</i>
Myrtales	Onagraceae	<i>Oenothera pubescens</i>
Poales	Poaceae 1	
Poales	Poaceae	<i>Muhlenbergia minutissima</i>
Rosales	Rosaceae	<i>Alchemilla sabbaldiifolia</i>
Gentianales	Rubiaceae	<i>Crusea longiflora</i>
Lamiales	Verbenaceae	<i>Verbena bipinnatifida</i>

Tabla. 3. Matriz de distancias nodales de todos los órdenes presentes en las parcelas

	Poales	Comelinales	Caryophyllales	Myrtales	Malpighiales	Fabales	Rosales	Gentianales	Lamiales	Solanales	Asterales
Poales	2	12	13	15	15	15	16	16	16	16	16
Comelinales		13	14	16	16	16	17	17	17	17	17
Caryophyllales			4	6	6	6	7	7	7	7	7
Myrtales				3	3	3	8	8	8	8	8
Malpighiales					3	3	10	10	10	10	10
Fabales						1	10	10	10	10	10

Rosales	10	10	10	10
Gentianales	1	1	5	
Lamiales		1	5	
Solanales			5	
Asterales				

Análisis de resultados:

Los datos obtenidos del reclutamiento de cada especie en el experimento en campo se analizaron ajustando la ecuación de Ricker:

$$y = a x e^{-x/b}$$

La cual fue utilizada para encontrar un patrón en la distribución de las especies del arenal y poder así predecir la distancia óptima para el establecimiento de cada especie.

Se llevó a cabo un análisis lineal generalizado y un análisis de ANOVA, para analizar las variables: distancia al borde del bosque, presencia/ausencia de cerca, acolchado (mucho paja, poca paja y sin paja). También se llevó a cabo un análisis de ANOVA para analizar las relaciones filogenéticas utilizando las distancias nodales con respecto a la distancia al borde del bosque. Se obtuvo el índice de Shannon para la diversidad de especies.

RESULTADOS

De acuerdo con las curvas de Ricker que se ajustaron a los datos, se encontró que:

De las 28 especies que se establecieron en las parcelas experimentales en el “Llano de Parío”; 12 especies muestran un patrón con un máximo para su establecimiento cercano al borde del bosque (fig. 5a y 5b). Para las especies cuya abundancia a partir del borde del bosque se ajustó al modelo de Ricker, la distancia óptima para su establecimiento se encontró en un rango entre 3 y 21m a partir del mencionado borde. Sin embargo 16 especies no se ajustaron al modelo, es decir, se establecen de forma independiente a la distancia del borde del bosque (Tabla 4).

Tabla 4. El valor de b muestra la distancia óptima a partir del borde del bosque para el establecimiento de las diferentes especies, de acuerdo al modelo de Ricker.

Familia	Género y especie	valor de b
Asteraceae1		16
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>	-
Asteraceae	<i>Coniza coronopifolia</i>	-
Asteraceae	<i>Gnaphalium attenuatum</i>	-
Asteraceae	<i>Heteroteca inuloides</i>	-
Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i>	-
Asteraceae	<i>Senecio salignus</i>	5
Asteraceae	<i>Tagetes micrantha</i>	10
Caryophyllaceae	<i>Drymaria effusa</i>	21
Commelinaceae	<i>Commelina tuberosa</i>	-
Cyperaceae	<i>Cyperus 1</i>	10
Cyperaceae	<i>Cyperus 2</i>	8
Cyperaceae	<i>Cyperus 3</i>	9
Fabaceae	<i>Dalea towiny</i>	-
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	-
Guttiferae	<i>Hypericum philonotis</i>	-
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platicarpa</i>	18
Labiatae	<i>Prunela vulgaris</i>	-
Onagraceae	<i>Oenothera pubescens</i>	-
Pinaceae	<i>Pinus</i>	8
Poaceae 1		3
Poaceae	<i>Muhlenbergia minutissima</i>	7
Rosaceae	<i>Alchemilla sabbaldiifolia</i>	-
Rubiaceae	<i>Crusea longiflora</i>	6
Verbenaceae	<i>Verbena bipinnatifida</i>	-
	sp1	-
	sp2	-
	sp3	-

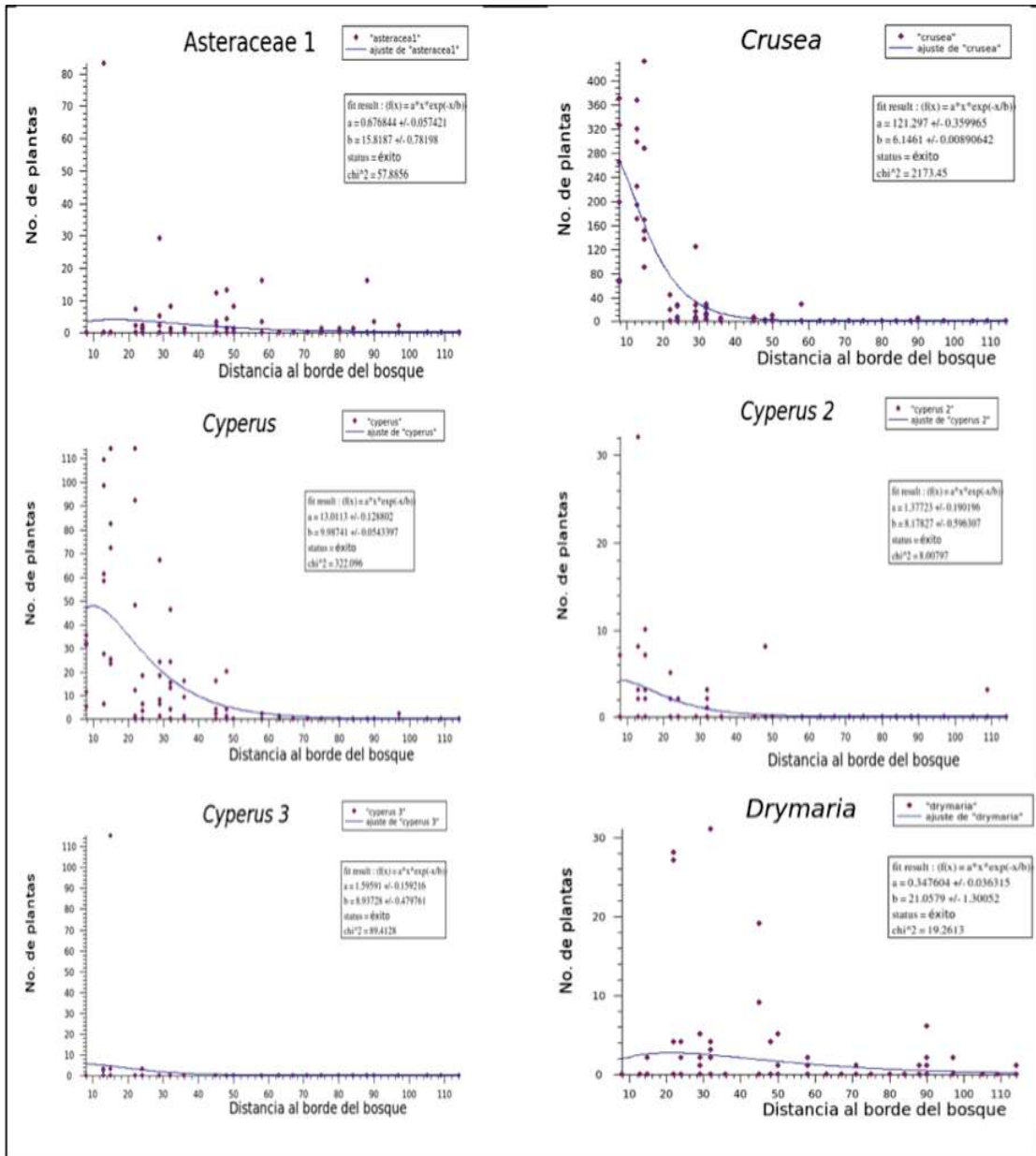


Figura 5a. Distribución de las especies en el experimento en relación a la distancia del borde del bosque.

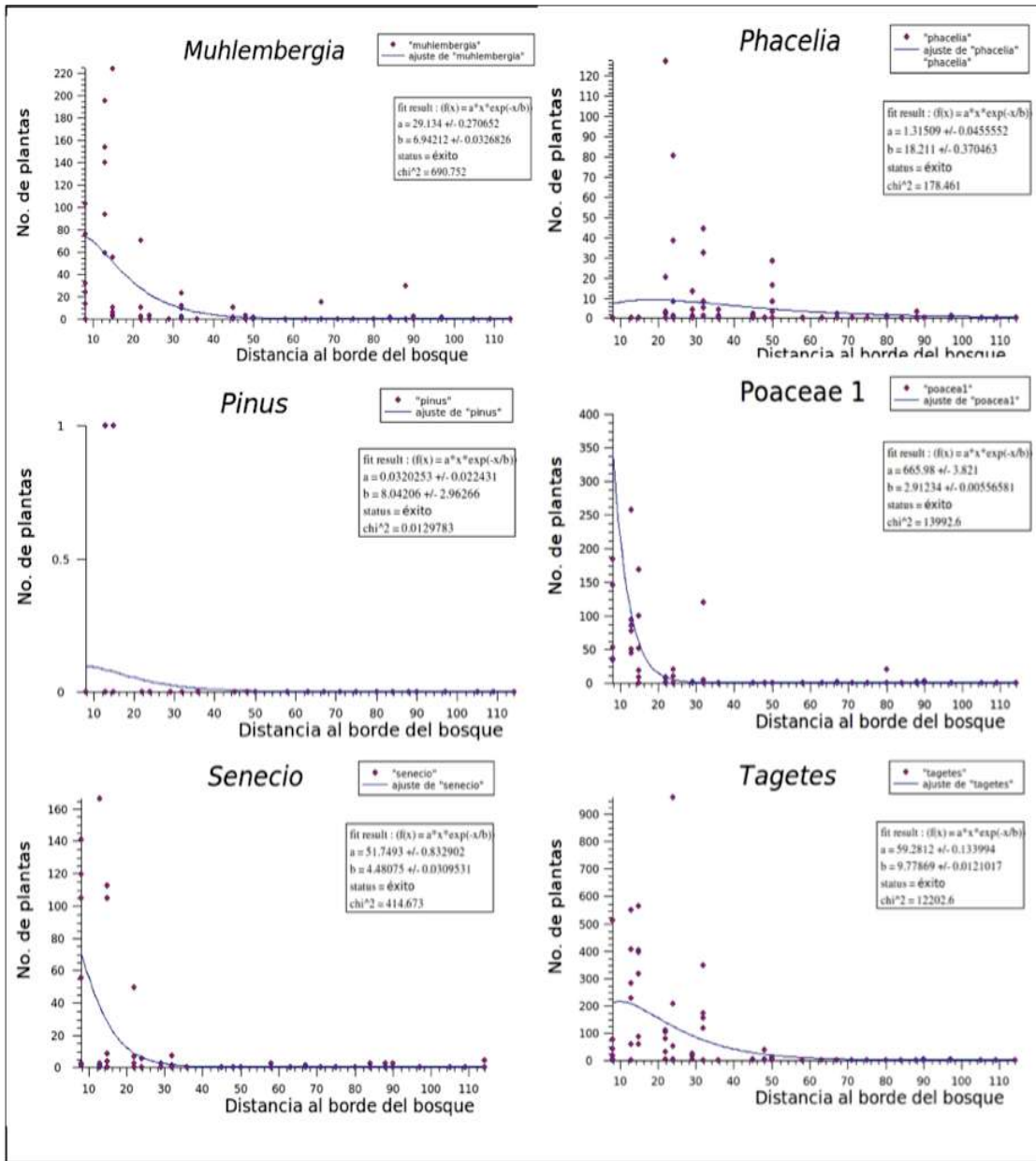


Figura 5b. Distribución de las especies en el experimento en relación a la distancia del borde del bosque.

En concordancia con el modelaje a través de la ecuación de Ricker, los análisis lineales generalizados muestran que la variable más significativa para el establecimiento de la mayoría de las especies en las parcelas experimentales fue la distancia al borde del bosque, la cerca únicamente fue significativa para *Cyperus*. Por el contrario, el efecto del acolchado (la paja) no fue significativo por si solo, únicamente fue significativo en interacción con la distancia al borde del bosque, con la cerca o con la distancia al borde del bosque y la cerca simultáneamente (Tabla 5).

Tabla 5. Variables significativas para las diferentes especies.

Familia	Género y especie	Factor			
		Distancia	Cerca	Paja	Interacción
Asteraceae1		□	-	-	cerca:distancia
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Coniza coronopifolia</i>	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Gnaphalium attenuatum</i>	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Heteroteca inuloides</i>	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i>	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Senecio salignus</i>	□□□	-	-	distancia:paja□□ cerca:distancia:paja□
Asteraceae	<i>Tagetes micrantha</i>	□□□	-	-	-
Caryophyllaceae	<i>Drymaria effusa</i>	□	-	-	-
Commelinaceae	<i>Commelina tuberosa</i>	-	-	-	-
Cyperaceae	<i>Cyperus 1</i>	□□□	□	-	cerca:distancia□□ distancia:paja□
Cyperaceae	<i>Cyperus 2</i>	□□□	□	-	cerca:distancia□
Cyperaceae	<i>Cyperus 3</i>	-	-	-	-
Fabaceae	<i>Dalea towiny</i>	-	-	-	distancia:paja□ cerca:distancia:paja□
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	-	-	-	-
Guttiferae	<i>Hypericum philonotis</i>	-	-	-	-
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platicarpa</i>	□□	-	-	-
Labiatae	<i>Prunela vulgaris</i>	-	-	-	-
Onagraceae	<i>Oenothera pubescens</i>	-	-	-	-
Pinaceae	<i>Pinus</i>	□	-	-	cerca: distancia□
Poaceae1		□□	-	-	distancia:paja□
Poaceae	<i>Muhlenbergia minutissima</i>	□□□	-	-	-
Rosaceae	<i>Alchemilla sabbaldiifolia</i>	-	-	-	cerca:distancia□
Rubiaceae	<i>Crusea longiflora</i>	□□□	-	-	-
Verbenaceae	<i>Verbena bipinnatifida</i>	-	-	-	-
	sp1	□□	-	-	-
	sp2	□□	-	-	cerca:paja□
	sp3	-	-	-	-

□ 0.05 significativo, □□ <0.01 muy significativo, □□□ <0.001 altamente significativo.

Evaluación de la presencia de herbívoros:

El muestreo para evaluar la presencia de pequeños mamíferos herbívoros al principio de la temporada de lluvias del 2009, mostró la presencia de huellas de: conejos, roedores y aves en las filas más cercanas al borde del bosque hasta las trampas que se encontraban en la quinta fila la cual se encontraba a 24m del borde del bosque, de los 32m a los 50m se presentaron huellas de roedores y aves, y de los 63m en adelante sólo se encontraron huellas de aves.

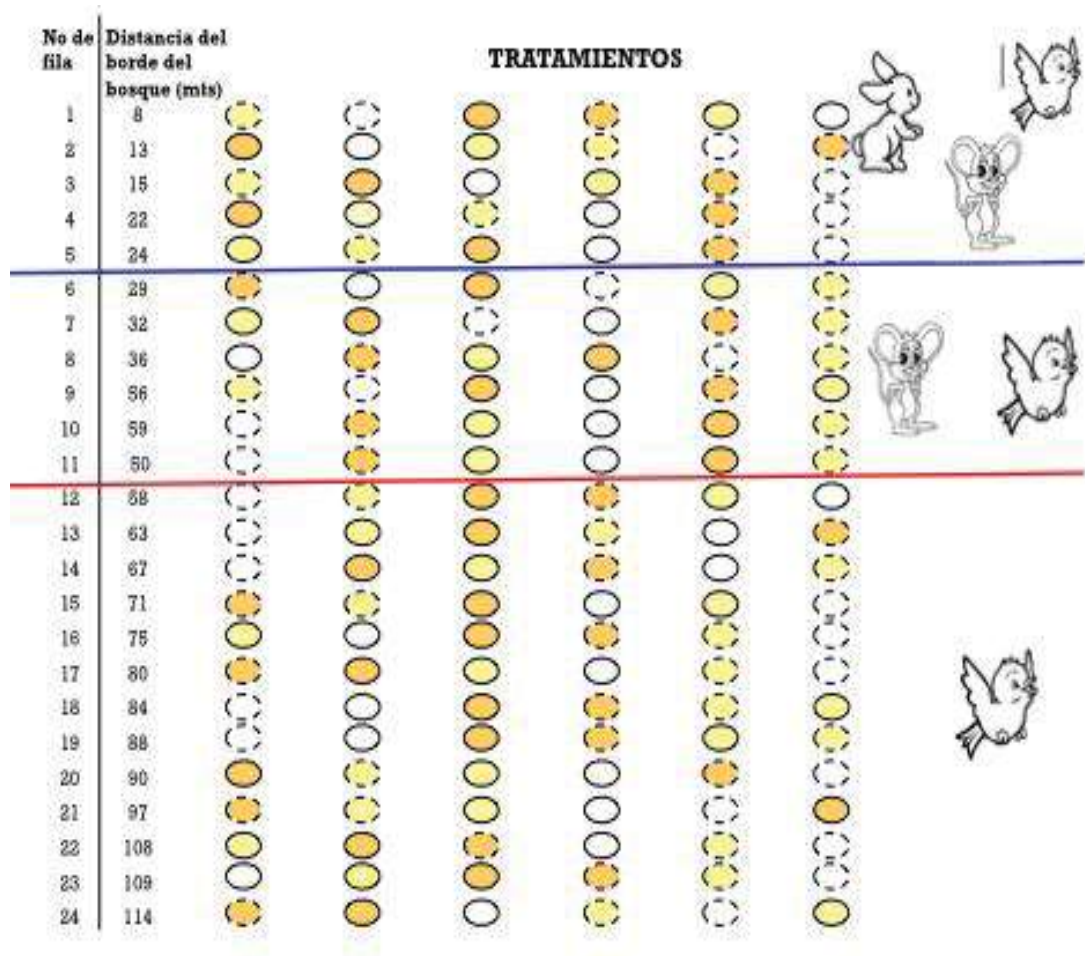


Figura 6. Presencia de huellas encontradas en las trampas de arena a distancias diferentes a partir del borde del bosque.

Experimento en invernadero:

En las charolas en las cuales se sembró la paja del mismo lote que se utilizó en el experimento en campo, sólo se establecieron plantas de avena, la especie cultivada de la que se derivó la paja, debido a esto podemos concluir que las semillas de las especies que se establecieron en el experimento de campo no fueron llevadas entre la paja.

En el experimento para probar el banco de semillas, las especies que se establecieron en el invernadero (tabla 6), corresponden a las mismas especies que se establecieron en el experimento en campo en el “Llano de Pario”, por lo tanto, todas las especies encontradas en el banco de semillas pueden germinar en las condiciones del arenal

Tabla 6. Especies que se establecieron en invernadero, en charolas con creci-root[®].

Familia	Género y especie
Asteraceae1	
Asteraceae	<i>Baccharis conferta</i>
Asteraceae	<i>Gnaphalium attenuatum</i>
Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i>
Asteraceae	<i>Senecio salignus</i>
Asteraceae	<i>Tagetes micrantha</i>
Caryophyllaceae	<i>Drymaria effusa</i>
Cyperaceae	<i>Cyperus 1</i>
Fabaceae	<i>Dalea towiny</i>
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>
Guttiferae	<i>Hypericum philonotis</i>
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia platicarpa</i>
Labiatae	<i>Prunela vulgaris</i>
Onagraceae	<i>Oenothera pubescens</i>
Poaceae1	
Poaceae	<i>Muhlenbergia minutissima</i>
Rosaceae	<i>Alchemilla sabbaldiifolia</i>
Rubiaceae	<i>Crusea longiflora</i>
Verbenaceae	<i>Verbena bipinnatifida</i>

Estructura filogenética:

El análisis filogenético para las comunidades experimentales muestra que las que se encuentran cercanas al borde del bosque están más alejadas filogenéticamente en relación a las que se desarrollan a distancias más lejanas al borde del bosque, las cuales son filogenéticamente más cercanas, por lo tanto existe una correlación entre la distancia al borde del bosque y la cercanía filogenética de las comunidades ($R^2=0.1126$), (figura 7). De acuerdo al análisis de ANOVA la distancia al borde del bosque es significativa para la disimilitud de las comunidades experimentales en el arenal ($P<0.001$).

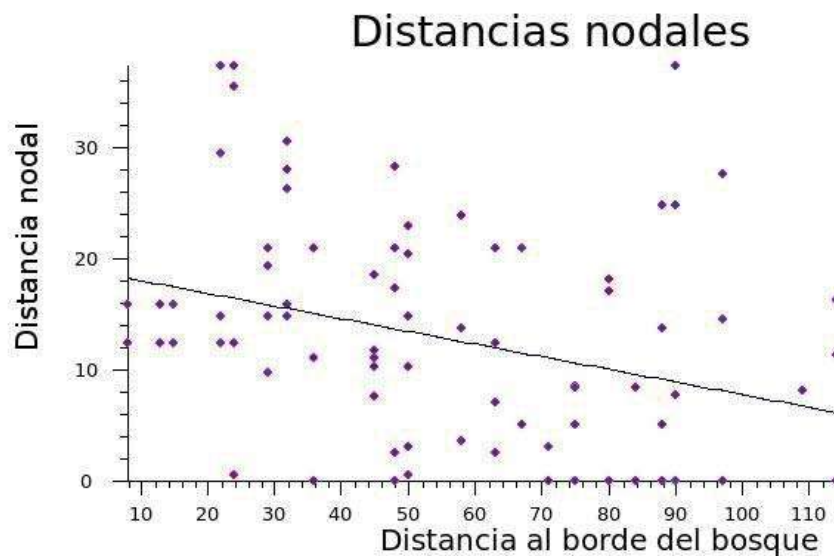


Figura 7. Distancias nodales encontradas en las parcelas experimentales.

El análisis de ANOVA muestra que las diferencias en cuanto a la cercanía filogenética entre las parcelas que se encuentran cercadas y las que no presentan cerca es marginalmente significativa ($P= 0.043$). Las especies que se establecieron en las parcelas cercadas son más cercanas filogenéticamente a diferencia de las especies que se establecieron en parcelas que no presentaban cerca (figura 8).

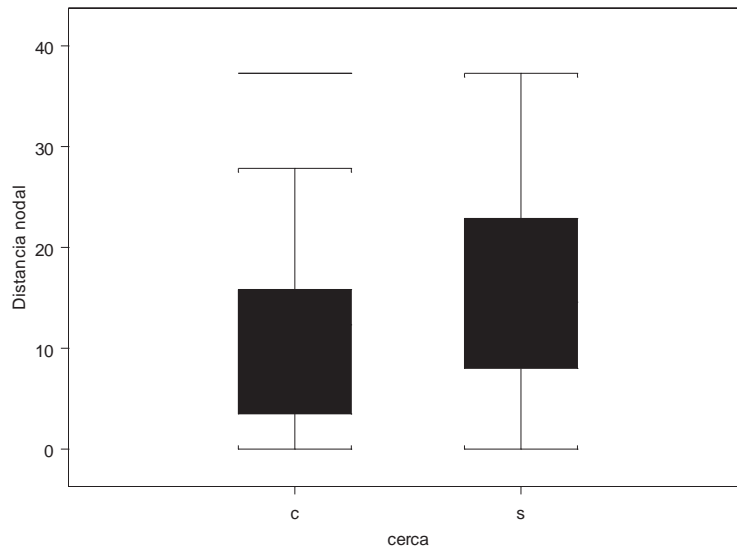


Figura 8. Distancia nodal en las parcelas cercadas y no cercadas.

El índice de Shannon muestra que la riqueza de especies va decreciendo en la medida en que aumenta la distancia al borde del bosque, existe una correlación negativa entre la diversidad de especies y la distancia al borde del bosque ($R^2=0.6119$), es decir la riqueza de especies es mayor en sitios cercanos al borde del bosque y a medida que nos alejamos del borde del bosque la riqueza de especies va en decremento (figura 9).

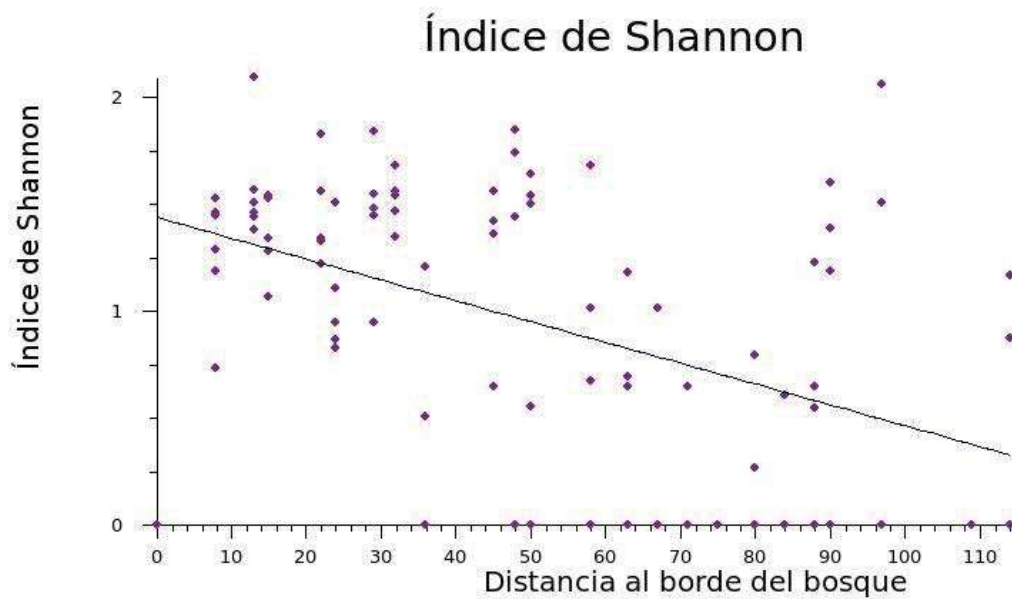


Figura. 9. Relación entre la distancia al bosque y el índice de Shannon para las parcelas experimentales

DISCUSIÓN

Los arenales de la comunidad de NSJP, presentan condiciones adversas para el establecimiento de una cobertura vegetal de especies de sucesión tardía, se han identificado factores limitantes para el establecimiento de las plantas los cuales son: la profundidad de la arena (Galindo-Vallejo, 2004; Gómez-Romero *et al.* 2006), temperaturas extremas (Blanco-García 2005; Alvarado-Sosa, 2006), erosión pluvial (Blanco-García, 2005), falta de nutrientes (Gil-Solórzano, 2006) y la herbivoría (Blanco-García y Lindig-Cisneros 2005). Estos factores dan como resultado que la vegetación en los arenales sea incipiente y la existente se presente en forma de islas de vegetación de diferentes dimensiones las cuales se encuentran rodeadas de arena completamente desprovistas de vegetación (Galindo-Vallejo, 2004).

En este estudio se establecieron parcelas experimentales con distintas distancias al borde del bosque; las especies identificadas corresponden a plantas de especies anuales cuyo ciclo de vida es muy corto y principalmente se desarrollan en los meses de mayor precipitación pluvial, cuando la herbivoría es particularmente más intensa (Blanco-García, 2005). Las especies que se establecieron en el arenal muestran un patrón de distribución óptima cercano al borde del bosque. La variable más importante para el establecimiento de la mayoría de las especies fue la distancia al borde del bosque, ya que el reclutamiento de plántulas fue disminuyendo a medida que las parcelas se encontraban más alejadas del él, este mismo patrón sigue la diversidad de especies; lo cual puede deberse, a que algunas especies están limitadas por la dispersión y además que la fuente de propágulos se encuentre distante de las exclusiones aisladas (Matlack, 1994).

Para evaluar el efecto de los herbívoros y evitar que las plántulas que se establecieran en el arenal fueran dañadas o consumidas por los herbívoros se colocaron cercas para excluirlos; ya que las plantas son más susceptibles a la herbivoría en etapas tempranas (Carson y Root, 1999; Rodríguez de la Vega, 2003; Blanco-García, 2005; Howe, 2008). Se ha documentado que el crecimiento y/o supervivencia de las plántulas pueden ser incrementados significativamente por la colocación de cercas (Shelton e Intuye 1995; Case y Kauffman 1997; Opperman y Merenlender 2000; Sweeney *et al.* 2002; Frankland y Nelson 2003 Blanco-García y Lindig-Cisneros, 2005; del-Val y

Crawley, 2005; del-Val *et al* 2007; Howe, 2008). En este experimento se encontró que la colocación de cercas para proteger a las especies contra los herbívoros fue significativa solo para *Cyperus* sp., sin embargo, en interacción con las variables paja y/o cerca fue significativa para las especies: Asteraceae1, *Senecio salignus*, *Dalea towiny*, *Alchemilla sabbaldiifolia*, Sp2 y *Pinus*.

Por otro lado, las temperaturas extremas se han identificado como uno de los factores que limitan el establecimiento de especies vegetales en los arenales (Blanco-García, 2005; Alvarado-Sosa, 2006). Se ha reportado que las temperaturas del aire en el arenal “Llano de Pario” oscilan entre -3°C a 30°C (Gómez-Romero, 2006). Para crear condiciones microclimáticas positivas para el establecimiento de plántulas, se adicionó acolchado a las parcelas experimentales; la adición de acolchados consiste en añadir materiales orgánicos o inorgánicos que por su baja conductividad térmica ayudan a evitar o reducir la evapotranspiración, conservar la humedad del suelo, amortiguar o disminuir la temperatura en el suelo y la erosión tanto hídrica como eólica (Barradas, 2000); en esta ocasión el acolchado fue paja la cual mejoró las condiciones para el establecimiento de varias especies: *Cyperus* sp, *Senecio salignus*, *Dalea towiny*, Poacea1, Sp 2.

Las especies que se establecieron en el invernadero corresponden a las mismas especies que se establecieron en el experimento en campo en el “Llano de Pario”, las especies que se establecieron en el experimento en campo son procedentes de los propágulos del sitio y no fueron llevadas entre el acolchado. El suelo en el sitio es muy duro y no se encuentran semillas enterradas, por lo tanto no puede hablarse de un banco de semillas como tal.

El enfoque filogenético de comunidades utilizado para evaluar el establecimiento de las especies que se desarrollaron en el arenal, muestra que la distancia al borde del bosque es la variable que determina la cercanía filogenética entre de las comunidades, puede decirse que en áreas cercanas al borde del bosque se presenta una mayor diversidad filogenética, la cual es un componente crucial en la biodiversidad (Faith 1992; Proches *et al.* 2006). De acuerdo con Webb y colaboradores (2002) la diversidad filogenética indica sobredispersión o agrupación filogenética cuando hay menor a mayor distancia filogenética. En este estudio encontramos que conforme nos alejamos del borde del bosque hay menor diversidad filogenética, la cercanía filogenética de las comunidades

que se desarrollan en distancias lejanas del borde del bosque puede deberse a que las comunidades están conformadas por especies con características ecofisiológicas tolerantes a las condiciones adversas de los arenales como son las temperaturas extremas (Blanco-García 2005; Alvarado-Sosa, 2006) y resistentes a las sequías. La temperatura del suelo y ambiental varía respecto a la distancia del borde del bosque. El cambio de la temperatura del suelo puede tener implicaciones en la actividad microbiana del suelo, en la posibilidad de germinación de semillas y en el establecimiento de las plántulas (Williams-Linera, 1998). Las especies consideradas como pioneras son aquellas que completan su ciclo de vida únicamente en los claros, desarrollándose en estos sitios desde el estadio de semilla; germinan estimuladas por las condiciones de alta iluminación y/o altas temperaturas (Martínez-Ramos, 1994)

La presencia de cercas también tuvo implicaciones en la diversidad filogenética, ya que las especies que se desarrollaron en las parcelas cercadas son más cercanas filogenéticamente a diferencia de las especies que se establecieron en parcelas que no presentaban cercadas. Lo cual puede deberse a afinidades en la palatabilidad de las especies que conforman las comunidades y a la competencia entre ellas.

CONCLUSIONES

En sitios afectados por la herbivoría, como es el caso de los arenales, la colocación de exclusiones contra herbívoros es una herramienta favorable para el reclutamiento y desarrollo de la vegetación en los arenales. Por otro lado la colocación de acolchado , en este caso la paja, amortiguó los cambios ambientales del sitio, favoreciendo la germinación y la supervivencia de plántulas de algunas especies. Con los resultados obtenidos, se sugiere que las exclusiones pueden ser utilizadas para establecer micrositios de regeneración. Los cuales se pueden ver favorecidos mayormente, si se colocan en áreas cercanas al borde del bosque, ya que de acuerdo a los resultados, son las áreas es donde se presenta mayor reclutamiento de especies, mayor diversidad filogenética y mayor riqueza de especies. Todo lo cual es favorable en trabajos de restauración.

DISCUSIÓN GENERAL

La herbivoría afecta de diferente manera a las plantas dependiendo de diversos factores bióticos y abióticos (Coley y Barone, 1996) y es fundamental para el mantenimiento de la estructura de las comunidades (Harper, 1969; Janzen, 1970; Roldan, 1997). El impacto que tienen los herbívoros en las comunidades de plantas puede observarse en los cambios en la abundancia y composición de especies (Edwards y Crawley, 1999; Hanley *et al.* 1995). Tal es el caso del sitio de estudio en donde se encontró de que la herbivoría es un factor que limita o afecta el establecimiento de diferentes especies de plantas nativas, lo cual concuerda con lo reportado por Blanco-García y Lindig-Cisneros (2005) en otro arenal de la comunidad de NSJP.

Algunos estudios sugieren que en sitios afectados por los herbívoros, el dosel de los árboles puede volver a emerger en un área después de una reducción en la intensidad del pastoreo o ramoneo dándole el tiempo suficiente para su recuperación (Anderson y Katz, 1993; Intuye *et al.* 1994; Opperman y Merenlender, 2000; Kuiters y Slim, 2002). Sin embargo esto no ha ocurrido en nuestro sitio de estudio debido a que los arenales son el resultado de disturbios humanos (en la forma de desmonte) seguido por un disturbio natural (como la deposición de arena), lo cual asociado con la profundidad de la arena (Galindo-Vallejo, 2004; Gómez-Romero *et al.* 2006), temperaturas extremas (Blanco-García 2005; Alvarado-Sosa, 2006), erosión pluvial (Blanco-García, 2005), falta de nutrientes (Gil-Solórzano, 2006) y la herbivoría (Blanco-García y Lindig-Cisneros 2005), dan como resultado que la vegetación sea escasa, y se encuentra en islas de vegetación de diferentes dimensiones rodeadas de arena completamente desprovistas de vegetación.

La herbivoría selectiva de los mamíferos tiene una gran influencia en la alteración de la estructura y composición en las comunidades de plantas ya que tienen el potencial para cambiar la dinámica de la comunidad, reduciendo o eliminando especies dominantes, la herbivoría intensa en los bosques, puede incrementar la importancia de las especies introducidas invasoras, las cuales son capaces de formar grandes poblaciones monoespecíficas en los sotobosques con una moderada cantidad de humedad (Anderson *et al.* 1996; Nuzzo, 1999).

Debido las limitaciones que tienen para dispersarse las herbáceas, su recuperación en reservas con una larga historia de herbivoría intensa, puede ser lenta y un proceso muy incierto (Webster *et al.* 2005). Sin embargo en este estudio se encontró que la colocación de exclusas en áreas cercanas a la fuente de propagulos favorece el establecimiento de especies. Una vez que las herbáceas de los bosques son eliminadas es muy improbable que vuelvan a recolonizar, especialmente si la población fuente se encuentra distante (Peterken y Game,1984; Matlack,1994). Consecuentemente las poblaciones de herbáceas forestales pueden ser mas propensas a las extinciones locales a comparación de los árboles del bosque, debido a una intensa herbivoría.

Los ritmos de herbivoría intensa tienen el potencial de alterar dramáticamente a las comunidades de herbáceas de los bosques. Debido al ciclo de vida relativamente corto de las herbáceas forestales, estas especies posiblemente no se recuperen después de estar expuestas a una intensa herbivoría (Agustine y Jordan, 1998; Fletcher *et al.* 2001; Frankland y Nelson, 2003).

El campo de la ecología de comunidades ha sido enriquecido recientemente por los estudios filogenéticos proporcionando una visión diferente para explicar los procesos ecológicos que organizan la comunidad durante la sucesión (Webb, 2000). De acuerdo a este enfoque encontramos que existe una correlación de la estructura filogenética de las comunidades y la distancia al borde del bosque, a medida que nos alejamos del borde del bosque las comunidades presentan un mayor grado de disimilitud entre ellas, es decir , las comunidades son más diversas en sitios cercanos al borde del bosque y más homogéneas en sitios lejanos del borde del bosque, por lo tanto, la mayor diversidad filogenética se presenta en sitios cercanos al borde del bosque.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarado-Sosa P. 2006. Ensayo de especie y de coberturas para restaurar sitios con distinto grado de perturbación. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. UMSNH.
- Bach C.E. 1994. Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecological monographs* 64:423-446
- Barradas L.V. 2000 b. Ecofisiología vegetal: una herramienta para la conservación y restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 71- 72.
- Beaman J. H. 1960. Vascular plants on the cinder cone of Paricutin Volcano in 1958. *Rhodora* 62:175–186.
- Blanco-Garcia J A. 2005. Efecto del esfuerzo de restauración de la vegetación nativa aledaña al volcán Paricutín, Michoacán México. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. UNAM.
- Blanco-Garcia A, 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: 703-709.
- Bonfil C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85:79-87
- Bonfil S.C., H. Rodríguez de la Vega, and V. Peña. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus L.* *Ciencia Forestal en México* 25:59–73.
- Bradshaw A.D. (1987) Restoration: an acid test for ecology. En: Jordan WR, Gilpin ME, Aber JE (Eds.) *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. pp. 23-29.
- Brown V.K., A.C. Gage. 1992. Secondary plant succession: How is it Modified by insect herbivory?. *Vegetation* 101:3-13.
- Brown V.K., TRE Southwood.1987. Secondary succession: patens and estrategies. In: Colonization, succession and stability. Blackwell Science, Oxford pp 315-337.
- Callaway R.M. (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecht, The Netherlands. ISBN: 978-1-4020-6223-0 (HB).
- Carson P.W., B.R Root.1999. Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia*121:260-272.

- Case R.L. and Kauffman J.B. 1997. Wild ungulate influences on the recovery of willows, black cottonwood, and thin-leaf alder following cessation of cattle grazing in northeast Oregon. *Northwest Science* 71:115-126.
- Connell J.H., R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*. 111:1119-1144.
- Crawley M.J. 1998. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. Pages 47-71 in E. A. Bernays, ed *Insect-plant interaction*. Vol 1. Chemical Rubber Company, Boca Raton, Fla.
- Davidson D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*. 68:23-35.
- De La Torre Y. 1971. *Volcanes de México*, segunda edición. Editorial Aguilar, México.
- Del Moral R. 1983. Initial recovery of subalpine vegetation on Mount St. Helens, Washington. *American Midland Naturalist* 109:72-80.
- Del Moral R., and C. A. Clappitt. 1985. Growth of native plant species on recent volcanic substrates from Mount St. Helens. *American Midland Naturalist* 114:374-383.
- del-Val E., J.J. Armesto, O. Barbosa, P.A. Marquet. 2007. Effects of herbivory and patch size on tree seedling survivorship in a fog-dependent coastal rain forest in semiarid Chile. *Oecologia*. 153:625-632.
- del-Val E., M.J. Crawley. 2005. What limits herb biomass in grasslands: competition or herbivory. *Oecologia*. 142:202-211
- Diaz A. 1999. The effects rabbits on the vegetation of farmland in set-aside. *Botanical Society Scotland* 51:111-126
- Eggler W.A. 1948. Plant communities in the vicinity of the volcano Parícutín, Mexico, after two and a half years of eruption. *Ecology* 29:415-437.
- Eggler W.A. 1959. Manner of invasion of volcanic deposits with further evidence from Parícutín and Jorullo. *Ecological Monographs* 29:267-284.
- Eggler W.A. 1963. Plant life of Parícutín volcano, Mexico, eight years after activity ceased. *American Midland Naturalist* 69:38-67.
- Faith D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*. 61: 1-10.
- Frankland F. and Nelson T. 2003. Impacts of white-tailed deer on spring wildflowers in Illinois, USA. *Natural Areas Journal* 23:341-348.

- Frenzen P.M., and J.F. Franklin. 1985. Establishment of conifers from seed on tephra deposited by the 1980 eruptions of Mount St. Helens, Washington. *American Midland Naturalist* 114:84–97.
- Galindo-Vallejo S. 2004. Estudio de la vegetación nativa asociada a Los depósitos de ceniza volcánica en la comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán México. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. UMSNH.
- Gil-Solórzano D. 2006. Micrositios de germinación, fuentes de diásporas y microclima en el establecimiento de la vegetación en arenales de origen volcánico. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. UMSNH.
- Gimenez de Azcarate C.J., W.M.E Escamilla, A.Vazquez. 1997. Phytosociology and succession on the Paricutin Volcano (Michoacan, Mexico). *Caldasia*. 19 (2):103-122.
- Gómez-Romero M. 2006. Desarrollo del dosel de leguminosas bajo diversas condiciones de restauración ecológica en bosque de pino-encino de Michoacán, México. Tesis de Maestría. Facultad de Biología. UMSNH.
- Gómez-Romero M., R Lindig-Cisneros, S. Galindo-Vallejo. 2006. Effect of tephra depth on vegetation development in areas affected by volcanism. *183:207-213*.
- Holl D. K., E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on Reforestation of abandoned pasture in suthern Costa Rica. *Biological Conservation* 87, 391-395.
- Howe H.F. 2008. Reversal of fortune: plant suppression and recovery after vole herbivory. *Oecologia*. 157:279-286.
- Lindig-Cisneros R., C. Sáenz-Romero, N. Alejandre, E. Aureoles, S. Galindo, M. Gómez, R. Martínez, and E. I. Medina. 2002. Factores que afectan el establecimiento de la vegetación nativa en sitios cubiertos por arena volcánica en las inmediaciones del volcán Parícutín, México. *Ciencia Nicolaita* 31:47–54.
- Lindig-Cisneros, Galindo-Vallejo, Lara-Cabrera. 2006. Vegetation of tephra 50 years after the end of the eruption of the Parícutín volcano, Mexico. *Southwestern Naturalist*. 51:455-461.
- Matlack, G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75:1491-1502.
- Medina C., F. Guevara-Fefer, M.A. Martinez, P.S Saénz, M.A. Chávez-Carbajal, I. García. 2000. Estudio florístico de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana* 52:5–42.

- Pickett S.T.A., S.L. Collins, J.J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanism of succession. *Vegetatio*. 69:109-114.
- Proches S., J.R.U. Wilson, R.M. Cowling, (2006) How much evolutionary history in a 10 ×10 m plot? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 273:1143–1148.
- Opperman J.J., A.M. Merenlender. 2000. Deer Herbivory as an Ecological Constraint to Restoration of Degraded Riparian Corridors. *Restoration Ecology*. 8:41-47.
- Rejmanek, M., R. Haagerova, J. Haager. 1982. Progress of plant succession on the Paricutin volcano: 25 years after activity ceased. *American Midland Naturalist* 108:194–198.
- Rodríguez de la Vega, H. 2003. Estructura poblacional y distribución espacial de *Senecio praecox* en el Ajusco medio, D.F., implicaciones para su reintroducción en sitios perturbados. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- SER. 2002. The Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group. www.ser.org
- Shelton A.L. and Inouye R.S. 1995. Effect of browsing by deer on growth and reproductive success of *Lactuca Canadensis* (Asteraceae). *American Midland Naturalist* 134:332-339.
- Sweeney Bernard W, S.J Czapka, T. Yerkes. 2002. Riparian Forest Restoration: Increasing Success by Reducing Plant Competition and Herbivory . *Restoration Ecology*. 10:392-400.
- Tsuyuzaki S., And J.H. Titus. 1996. Vegetation development patterns in erosive areas on the pumice plains of Mount St. Helens. *American Midland Naturalist* 135:172–177.
- Valiente-Banuet, A., M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*. 96: 489–494.
- Valiente-Banuet, A., M. Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10: 1029–1036.
- Valiente-Banuet, A., A.V. Rumebe, M. Verdú, R.M. Callaway, 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103: 16812–16817.
- Verdú M., P.J. Rey, J.M. Alcantara, G. Siles, A. Valiente-Banuet. 2009. Phylogenetic

- signatures' of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* 97:1171-1180.
- Webb O. C.. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American naturalist*. 156:145-155.
- Webb O. Campbell, D.D Ackerly, A.M. Mcpeek, J.M Donoghue. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 33:475-505.
- Wilby A., V.K. Brown. 2001. Herbivory, litter and soil disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. *Oecologia*127:259-265
- Wood, D. M., and R. del Moral. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helen's. *Ecology*. 68:780-790.