

IPICYT

**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y
TECNOLÓGICA, A.C.**

DIVISIÓN DE CIENCIAS AMBIENTALES

**“Cambio de vegetación en encinares de clima templado por el impacto de
la actividad agrícola y ganadera”**

Tesis que presenta

Sandra Daniela Hernández Valdez

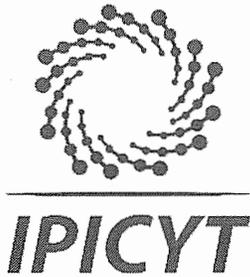
Para obtener el grado de

Maestra en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. David Douterlungne Rotsaert

San Luis Potosí, S.L.P., Diciembre, 2018



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis "**Cambio de vegetación en encinares de clima templado por el impacto de la actividad agrícola y ganadera**" presentada para obtener el Grado de Maestra en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Sandra Daniela Hernández Valdez** y aprobada el dieciocho de diciembre del dos mil dieciocho por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. David Douterlungne Rotsaert
Director de la tesis

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Jorge Alberto Flores Cano
Miembro del Comité Tutorial



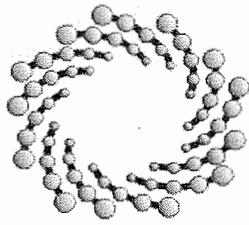
Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales en el Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C., bajo la dirección del Dr. David Douterlungne Rotsaert

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Número de registro 611371)

Este proyecto fue financiado por el proyecto CONACYT-Fondos Sectoriales-SEP-S-3715, cuyo responsable técnico es el Dr. David Douterlungne Rotsaert

El posgrado en Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica se encuentra inscrito dentro del Programa Nacional de Posgrados del CONACYT.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 066 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 18 días del mes de diciembre del año 2018, se reunió a las 12:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dra. Elisabeth Huber- Sannwald
Dr. Jorge Alberto Flores Cano
Dr. David Douterlungne Rotsaert

Presidenta
Secretario
Sinodal

IPICYT
UASLP
IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó la C.

Sandra Daniela Hernández Valdez

sobre la Tesis intitulada:

Cambio de vegetación en encinares de clima templado por el impacto de la actividad agrícola y ganadera

que se desarrolló bajo la dirección de

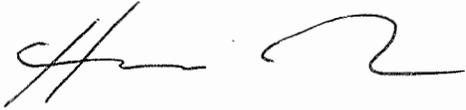
Dr. David Douterlungne Rotsaert

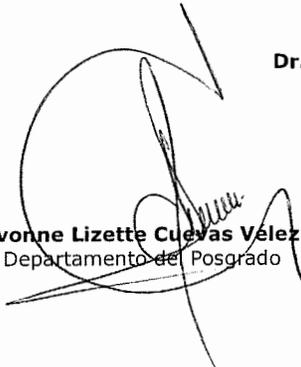
El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 13:55 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 18 días del mes de diciembre de 2018.


Dr. Horacio Flores Zúñiga
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento de Posgrado



Dedicatoria

I

A Dios, al que agradezco por haberme puesto en este viaje y al cual veo detrás de la ciencia misma. Contemplo a la naturaleza como su expresión más grande de amor.

A mis padres, los mayores admiradores que tengo. Su amor incondicional me ha hecho la mujer que soy. A mi mamá, Sandra Valdez, la que no se cansa de acompañarme en cada aventura que emprendo, ella se encargó de darme unas inmensas alas para volar y un corazón fuerte para amar. Su amor, que no conoce de distancias, ha sido mi faro, mi guía y mi consuelo. Gracias por ser mi mejor amiga, mi ángel de la guarda y una mamá maravillosa.

A mi papito, José Benito. Gracias por sembrar en mí tu amor por la vida, por aplaudir cada logro que alcanzo, sin importar lo pequeño que pueda ser, por creer y confiar en mí incondicionalmente y por siempre amarme como la niña de tus sueños. Tu fortaleza ha sido siempre mi bandera en la vida. Gracias por ser el mejor chipilo del mundo.

A mi hermano, Hugo David, en el que encuentro un motivo para siempre ofrecer lo mejor de mí. El compañero que la vida me dio y un regalo del cielo. Siempre te llevo en mi corazón, hermano.

Dedicatoria

II

A mi Ricardo Mata, mi compañero de vida, mi mejor amigo y ahora, mi hogar.
Nuevamente, terminamos esto como lo empezamos: juntos. Tu amor a lo largo de estos años ha sido la fuente más grande de fortaleza y valentía. Gracias por aventurarte conmigo, por ofrecerme tu hombro cuando lo necesite, por ser mi refugio del mundo y por dibujar tu vida a un lado de la mía.

Agradecimientos

A mis padres, por su apoyo incondicional y por haber emprendido esta aventura junto conmigo, a pesar de la distancia, siempre estuvieron en cada paso que di, siempre sentí su amor y cariño, a través de sus palabras que llenaban mi corazón de fuerza y ánimo. Gracias por sus oraciones constantes, su amor ilimitado y sus abrazos en la distancia. A mi hermano chiquito, que siempre me ha impulsado a ser una mejor profesionista, su admiración (no siempre justificada) me motiva a seguir creciendo.

A mi Ricardo, no imagino un mejor compañero de aventuras. Su apoyo total, ayuda, amor, paciencia y abrazos fueron determinantes para poder concluir este proyecto. Gracias por ser mi pequeña familia, por llenarme de amor y de paz, por cuidarme siempre e inspirarme a creer que el mundo puede ser mejor. Infinitas gracias.

Al IPICYT, por todas las facilidades otorgadas y por proporcionarme las herramientas necesarias para realizar esta tesis.

A la beca de posgrado otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), correspondiente a la convocatoria de Becas Nacionales 2016.

A mi director de tesis, el Dr. David, por el tiempo invertido en el desarrollo de esta tesis, por su ayuda durante los muestreos, por sus consejos, su paciencia, enseñanzas y motivación. Su confianza en mí y sus ganas de siempre seguir aprendiendo, me impulsaron e inspiraron a lo largo del desarrollo de este proyecto. Muchísimas gracias, Doctor.

A mi comité tutorial, a la Dra. Elisabeth y al Dr. Jorge Flores, por sus enseñanzas y consejos recibidos para mejorar la elaboración de este trabajo. Su disposición y paciencia fueron clave para concluir con este escrito. Muchísimas gracias por todo el tiempo invertido.

A mi equipo estrella, al Dr. Elizandro Pineda, al M. C. Maximino Rivas Rivas, a los Biólogos Rosaura Alfaro, Carmen Ramírez Morales y Rubicel Trujillo, por su ayuda incansable en campo, por hacer mis muestreos divertidos y llenarlos de alegría, no tengo palabras para expresar mi eterno agradecimiento, no solo por su apoyo académico, si no por haberse convertido en amigos y consejeros. Sin ustedes este trabajo no hubiera podido concluirse.

A los técnicos, M. C. Alejandra Colunga y M. C. Juan Pablo Rodas, los cuales siempre estuvieron dispuestos a ayudarme, explicarme y facilitarme el trabajo dentro del laboratorio. Muchas gracias por su paciencia y compromiso en su trabajo.

Al herbario “Isidro Palacios”, del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas (SLPM), perteneciente a la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, particularmente al Dr. Arturo

de Nova, Dr. Pedro Castillo Lara y al Sr. José García Pérez, por su amabilidad, disposición y su inversión de tiempo en la identificación de plantas. Muchísimas gracias.

A Melissa, Monse, Jesús y Victoria, que me ayudaron en campo, aun cuando no me conocían, muchas gracias por estar siempre dispuestos. Infinitas gracias.

Al dueño del predio, el señor Felipe y a su esposa, los cuales nos abrieron las puertas de su casa y nos brindaron su confianza para trabajar en su propiedad. Muchísimas gracias.

A mi familia de San Luis, los amigos que formaron parte de esta aventura y la llenaron de risas, apoyo constante y mucho cariño. Este trayecto no hubiera sido el mismo sin su presencia. Lo que aprendí de ustedes me lo llevo en el corazón. Gracias a los Safos, Lilia, Dulce, Mariana, Juan José y Jesús (Chuy), los cuales fueron nuestro primer refugio, no hay forma de agradecer su ayuda incondicional. A los muchachos, a Saúl (mi equipo), Claudia, Francisco, Alexa, Andrea, Carmen, Iván, Edgar, Moni y Valeria, los cuales nos acogieron en su gran familia y nos hicieron sentir como en casa.

CONTENIDO

Agradecimientos	VI
CONTENIDO	VIII
LISTA DE CUADROS	X
LISTA DE FIGURAS	XI
RESUMEN	1
Abstract	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 Bosques de encino	3
1.2 Paisajes-mosaico en bosques	4
1.3 Sucesión ecológica	8
1.3.1 Modelo mono-climax	8
1.3.2 Modelo estado-transición	11
1.4 Implicaciones para la restauración forestal	14
2. HIPÓTESIS	16
3. OBJETIVOS	17
3.1 Objetivo general.....	17
3.2 Objetivos particulares	17
4. MATERIALES Y MÉTODOS	18
4.1 Área de estudio	18
4.1.1 Historial de uso.....	19
4.2 Diseño experimental	20
4.3 Colecta de datos	22
4.3.1 Composición vegetal	22
4.3.2 Estructura vegetal	23
4.3.3 Fertilidad y estructura del suelo	24
4.3.4 Variables topográficas y de disturbio antropogénico	26
4.3.5 Estabilidad de las comunidades vegetales.....	27
4.4 Análisis estadísticos	28

4.4.1 Variables florísticas.....	28
4.4.2 Variables ambientales y de disturbio	30
5. RESULTADOS	34
5.1 Descripción general de la vegetación del área de estudio.....	34
5.2 Diferencias entre las comunidades vegetales	35
5.2.1 Separación de diferentes comunidades vegetales.....	35
5.2.2 Descripción de las comunidades vegetales	37
5.3 Relación de las variables topográficas, edáficas, de estructura de vegetación y de disturbio con las tres diferentes comunidades	46
5.4 Estabilidad de las comunidades vegetales	50
6. DISCUSIÓN	53
6.1 Diferencias entre las comunidades vegetales	53
6.2 Factores conductores de las comunidades vegetales.....	58
6.3 Modelo teórico de estados alternativos estables	62
6.3.1 Transiciones	64
6.3.2 Retroalimentaciones	68
6.3.3 Indicativos de estabilidad de los estados a mediano plazo.....	73
6.4 Implicaciones para la conservación, restauración y manejo de bosques de encino	73
7. CONCLUSIONES	78
REFERENCIAS	79
ANEXOS	97

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Variables edáficas y método utilizado para su determinación en laboratorio	25
Cuadro 2. Familias más importantes con base en el número de especies registradas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.	34
Cuadro 3. Características principales de topografía, vegetación y de disturbio identificadas en cada una de las comunidades vegetales detectadas dentro de la localidad “El Pinal”, en Sierra de Álvarez. Se muestran las medias \pm desviación estándar.	37
Cuadro 4. Media \pm desviación estándar de índices de diversidad de las tres comunidades vegetales detectadas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.	38
Cuadro 5. Listado de las especies con valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) más altos de acuerdo a las comunidades vegetales registradas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.	40
Cuadro 6. Análisis SIMPER con las especies que contribuyen de manera significativa a la diferenciación entre cada par de comunidades vegetales ($p < 0.05$), ordenadas de acuerdo a su porcentaje de contribución.	42
Cuadro 7. Resultados del ajuste de las variables explicativas al ordenamiento NMDS (Figura 5), el cual agrupa los transectos en diferentes comunidades vegetales	48
Cuadro 8. Media \pm desviación estándar de densidad de plántulas y juveniles por hectárea perteneciendo al género <i>Quercus</i> y <i>Acacia</i> , que fueron reportadas en la localidad “El Pinal”.	51

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ideas y teorías de sucesión, A) Teoría clásica clementsiana (modelo gradual), donde se propone la llegada del proceso de sucesión a un punto final o clímax, B) Teoría de multi-equilibrio y no equilibrio (modelo estado-transición), en ella se plantea que se puede llegar a varios puntos estables (estado 2-5) y la presencia de estados intermedios..... 10

Figura 2. Ubicación del área de estudio y de los transecto establecidos para la caracterización de los diferentes asociaciones vegetales. Los círculos de distintos colores hacen referencia al uso histórico del parche, considerando las variables de disturbio y el conocimiento local. La línea punteada representa la extensión de las parcelas de cultivo originales ya abandonadas identificadas por el dueño actual, mientras que de acuerdo a lo observado en campo la extensión podría ser menor. Autor: Rubicel Trujillo Acatitla. 22

Figura 3. Tamaño de transectos y cuadrantes utilizados para la determinación de la estructura y composición de la vegetación y el suelo. A: Transecto principal donde se contabilizó, midió e identificó todos los árboles y arbustos (DAP>1 cm y altura>1.3 m), B: Subtransecto para conteo e identificación de plántulas y juveniles de árboles y arbustos (altura>10 cm y <1.3 m), cantidad de heces y senderos, C: Cuadrante de 1 x 1 m para cobertura vegetal del suelo, D: Punto de muestreo, cobertura y altura de dosel así como variables edáficas (carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total, textura, pH, biomasa seca de mantillo), topográficas (altitud, pendiente, exposición) y de disturbio (compactación de suelo). 24

Figura 4. Curva de rarefacción para acumulación de especies de árboles y arbustos en 36 transectos muestreados en la localidad de “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez. Se emplearon un total de 100 permutaciones. Líneas grises verticales muestran desviación estándar..... 35

Figura 5. a) Análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la similitud de las comunidades de plantas, registradas en 36 transectos (14 de ellos pertenecientes a bosque, 12 a matorral secundario y 10 a comunidad transición) dentro de la localidad “El Pinal”, stress=0.19, k=2 (Cada uno de puntos, triángulos y cruces hacen referencia a un transecto individual). **b)** Análisis de Clúster basado en la composición de especies, encerrando en recuadros rojos los dos clúster principales. Bosque de encino (Be), Matorral secundario (Ms), Comunidad transición (Tr). 36

- Figura 6.** Curvas Rango-Abundancia de las diferentes comunidades vegetales reportadas en la localidad “El Pinal”. En el gráfico se muestran las tres especies más abundantes, divididas por forma de vida..... 39
- Figura 7.** Diagrama de Venn con el número de especies únicas y compartidas entre las tres comunidades vegetales registradas dentro de la comunidad “El Pinal”. La lista de las especies se encuentra en Anexo 3 (Cuadros a-g), las letras indican el cuadro donde se muestran las especies a las que se hace referencia en la gráfica ^{a-g}..... 41
- Figura 8.** Media \pm desviación estándar del porcentaje de cobertura de suelo en cada comunidad vegetal, reportada en la localidad “El Pinal”. *Indica diferencias significativas ($p < 0.05$), en modelos de efectos mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio). Barras que no comparten letras son significativamente diferentes (determinados a través de los valores de los coeficientes estimados por los modelos)..... 43
- Figura 9.** Ordenación NMDS de similitud basado en la cobertura (por m^2) de distintas formas de vida. Recuadros blancos con números hace referencia a centroides de Bosque de encino (Be), Matorral secundario (Ms), Comunidad transición (Tr), (stress=0.16, k=2). Las etiquetas que indican la comunidad vegetal se trazan en los centroides de cada grupo y las líneas que salen de él se dirigen a los transectos individuales (punto indicativo de su ubicación se omiten en el gráfico)..... 44
- Figura 10.** Grafica de cajas de variables edáficas en las tres comunidades vegetales identificadas en la localidad “El Pinal” (La caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, la línea dentro de la caja es la mediana y los bigotes se extienden entre los valores máximos y mínimos, lo que da una medida de dispersión en los datos). Letras no compartidas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre comunidades, determinadas a través de los valores de los coeficientes relativos estimados por los modelos lineales mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio) y modelos de regresión lineal. NS indica diferencias no significativas ($p > 0.05$) entre comunidades. 46
- Figura 11.** Ordenamiento de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la similitud de las comunidades de plantas asociado con las variables explicativas significativas ($p < 0.05$). Altitud (metros sobre el nivel del mar.), FT (fósforo total), CO (carbono orgánico), Pendiente (Pendiente del sitio), Alt.dosel (altura promedio de dosel), Cober.dosel (cobertura de dosel), No.heces (número de heces), Den.aparente (densidad aparente del suelo), pH (potencial de hidrógeno del suelo). 49
- Figura 12.** Curvas Rango-Abundancia de banco de plántulas y juveniles de las diferentes comunidades vegetales, reportadas dentro de la localidad “El Pinal”, en Sierra de Álvarez. Se muestran los nombres de las tres especies más abundantes, divididas por forma de vida. 50

Figura 13. a) Ordenamiento de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de similitud del banco de plántulas y juveniles (stress=0.16, k=2), b) NMDS asociado con las variables explicativas significativas ($p < 0.05$). FT (fósforo total), CO (carbono orgánico), NT (nitrógeno total), Pend (Pendiente del sitio), Alt.dosel (altura promedio de dosel), Cober.dosel (cobertura de dosel), Den.aparente (densidad aparente del suelo), pH (potencial de hidrógeno del suelo), Limo y Arcilla (referente a textura de suelo)..... 52

Figura 14. Representación esquemática del modelo de estados y transiciones a partir de un bosque de encino. Bosque de encino (1) y matorral secundario (2) representan estados estables, mientras que comunidad transición (3), es un estado intermedio. Las líneas solidas que representan las transiciones muestran los factores que conducen los cambios entre estados, mientras que las líneas punteadas sugieren transiciones causadas por intervención (restauración). Las retroalimentaciones se basan en los resultados obtenidos en este trabajo y en la información que provee la literatura. 63

RESUMEN

En los bosques de México y el mundo, se ha vuelto común encontrar paisajes compuestos por parcelas agropecuarias inmersas en matrices forestales. Los disturbios antropogénicos pueden cambiar drásticamente la composición florística y esta a su vez, llega a persistir por tiempos prolongados, cambiando así la trayectoria sucesional hacia nuevos estados alternativos estables. El impacto de la agricultura y la ganadería en este proceso aun es poco comprendido, dificultando el manejo, conservación y restauración de los bosques. En este trabajo se estudiaron los cambios en la vegetación dentro de un paisaje-mosaico dominado por encinares, que mantiene una heterogeneidad de usos de la tierra. Se investigó si el efecto del legado de las actividades agrícolas, en conjunto con el pastoreo y ramoneo ganadero dentro de este ecosistema, resulta en la transición a estados alternativos estables, con comunidades vegetales estadísticamente distinguibles. El área de estudio consta de una matriz de bosque de encino, con parches que fueron dedicados a diferentes actividades antrópicas: 1) sitios donde se realizaron actividades de agricultura y posteriormente ganadería, 2) sitios únicamente dedicadas a pastoreo de ganado (extensivo y continuo) y 3) sitios con poca o nula presencia de actividades antrópicas. Dentro de cada uno de los parches mencionados y tomando en cuenta las asociaciones vegetales contrastantes que se observaban, se trazaron 36 transectos de franja de 250 m² cada uno para conocer la composición florística (árboles y arbustos), a su vez se registraron variables topográficas (altitud, exposición, pendiente), variables edáficas (contenido de carbono orgánico, nitrógeno total y fósforo total, pH, textura), así como variables derivadas de las actividades antrópicas (cantidad de heces y senderos de ganado, compactación del suelo). Un análisis NMDS (análisis de escalamiento multidimensional no-métrico) diferenció tres comunidades vegetales: bosque de encino, matorral secundario (dominada por *Acacia-Dodonaea*) y una comunidad transición (una mezcla de las primeras dos comunidades). Dos de las variables relacionadas con el disturbio (cantidad de heces y compactación del suelo) explicaron hasta el 14.46 % de la variación en la composición vegetal mientras que las variables ambientales explicaron el 19.26 % de la variación. Por ello, se propone un modelo de estado-transición, donde el pastoreo continuo y un legado de agricultura modifican las características del suelo y vegetación, tal que contribuyen a la transición de un bosque de encino a un matorral secundario. Éste último, está compuesto por especies dispersadas por el mismo ganado y tolerantes al ramoneo, a la compactación del suelo y alta exposición solar. Estos resultados representan los primeros datos empíricos que apuntan a considerar al matorral secundario como un estado alternativo para los encinares americanos.

Palabras clave: *Acacia*, ensamblaje de comunidades, estados alternativos estables, transición, *Quercus*.

Abstract

In the tropics, agricultural fields and cattle pastures are often immersed in a native forest matrix to form mosaic landscapes. These anthropogenic disturbances modify the native floristic composition and may drive ecosystems to new stable alternative states. The impact of agriculture and livestock in this process is poorly understood, hampering management, conservation and restoration efforts in forest ecosystems. In this work, we studied the changes in vegetation within a mosaic landscape dominated by oaks, which maintains a heterogeneity of land uses. We examined whether the legacy of agricultural activities, coupled with livestock grazing and browsing, triggers the transition to an alternative stable states with statistically distinguishable plant communities. The study area consists of an oak forest matrix, with patches that were dedicated to different anthropic activities: 1) sites where agriculture activities were carried out and subsequently livestock grazing, 2) sites dedicated to livestock grazing (where cattle freely move) and 3) sites with little or no presence of anthropic activities. Within each of the patches mentioned and considering contrasting plant associations that were observed, we established 36 transects of 250 m² to evaluate floristic composition, topographic variables (altitude, exposure, slope), edaphic variables (content of organic carbon, total nitrogen and total phosphorus, pH, texture) and variables derived from anthropic activities (amount of cow dung and cattle paths, soil compaction). A NMDS analysis (Non-metric Multidimensional Scaling Analysis) differentiates three plant communities: oak forest, shrublands (dominated by *Acacia-Dodonaea*) and a transitional community (a mixture of the others two communities). Two of the disturbance variables (amount of cow dungs and soil compaction) explain 14.46 % of total variation in plant species composition, while environmental variables accounted for 19.26 %. Therefore, we suggest a state-and-transition model where continuous livestock grazing and the legacy of agriculture contributed to a successional regime shift from an oak forest to a secondary shrubland. The latter is dominated by livestock dispersed species that tolerate browsing, soil compaction and high solar incidence. Our results are the first empirical data that suggest the shrublands as an alternative state found in oak forests of Latin America.

Keywords: *Acacia*, community assembly, alternative stable states, transition, *Quercus*.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Bosques de encino

El género *Quercus* se encuentra distribuido ampliamente alrededor del mundo, siendo el grupo vegetal dominante en muchos bosques templados, tropicales y subtropicales (Nixon, 2006). México es considerado uno de los principales centros de diversificación de este género albergando alrededor de 161 a 165 especies de las 500 conocidas a nivel mundial, posicionándose como el país con mayor riqueza y endemismo de encinos (Nixon, 2006; Valencia, 2004).

Los bosques de encino o encinares cubren alrededor del 4.9 % del territorio nacional (Challenger y Soberón, 2008; Flores-Mata *et al.*, 1971) y juegan un rol fundamental en términos de diversidad y abundancia, así como por su relevancia ecológica debido a las complejas interacciones que se desarrollan dentro de ellos (Ostfeld *et al.*, 1996).

Aunado a esto, su provisión de servicios ecosistémicos (Nixon, 2006; Valencia, 2004), de los cuales, se estima que dependen, de manera directa alrededor de 11 millones de personas (Arriaga-Cabrera *et al.*, 2009; CONABIO, 2012; CONAFOR, 2013; Rzedowski, 2006, 1991), los focalizan como ecosistemas clave y prioritarios para la conservación y restauración.

De manera histórica, los encinares en México son las comunidades vegetales que más han sido impactadas por las actividades humanas debido, entre otros, a su amplia distribución dentro del país, encontrándose en todos los estados de la Republica a excepción de Yucatán y Quintana Roo. Además, estos bosques cubren regiones con climas atractivos para las poblaciones humanas (Rzedowski, 2006).

La rapidez con la que se pierden estos bosques en México, coloca a nuestro país dentro los primeros lugares de deforestación a nivel mundial (CONAFOR, 2009). Esto se puede ver reflejado en cifras, donde de los 22 millones de hectáreas que se tenían originalmente, actualmente se mantienen menos de la mitad de ellas, siendo los bosques templados, el ecosistema que ha presentado la degradación más severa (INEGI, 2015; Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Generalmente estos bosques son transformados a áreas

dedicadas a agricultura y/o ganadería, siendo esta práctica común en varias regiones del mundo (Dahlgren *et al.*, 1997; Dufour-Dror, 2007; González Hernández y Silva-Pando, 1996; López-Sánchez *et al.*, 2014; Papachristou *et al.*, 2005), en México y países centroamericanos mantiene una tradición desde hace más de 200 años (Kappelle, 2006).

1.2 Paisajes-mosaico en bosques

Actualmente, el ser humano es considerado como una de las más importantes fuerzas modeladoras de los ecosistemas, marcando una nueva era dentro de la historia de la tierra: el *Antropoceno* (Steffen *et al.*, 2007). La huella de la actividad humana sobre la superficie terrestre es visible a distintas escalas y ha generado biomas y paisajes antrópicos, debido a su uso de la tierra (Ellis, 2011; Malhi *et al.*, 2014).

La conversión de bosques para actividades productivas, como la agricultura y ganadería, generan un mosaico en el paisaje, es decir, un patrón de parches envueltos en una matriz de bosque (Bennett *et al.*, 2006; Forman, 2014). Este paisaje mosaico (*landscape mosaic* en inglés) o paisaje agrícola (*agricultural landscape* en inglés), se ha vuelto un patrón espacial común en los sistemas forestales alrededor del mundo (DeClerck *et al.*, 2010; Ribeiro-Palacios *et al.*, 2013).

La necesidad de proveer de bienes y servicios a la creciente población, actualmente de más de 7,000 millones de personas, ha sido uno de los principales conductores de esta transformación (Foley *et al.*, 2005; ONU, 2015a). A nivel global, se espera que la tendencia de convertir bosques a áreas agropecuarias continúe o se intensifique, considerando el aumento exponencial de la población, problemática que tomará mayor relevancia dentro de los países en vías de desarrollo (FAO, 2012; Ramankutty *et al.*, 2018). Para el año 2014, los campos de cultivos y sitios de pastoreo del ganado se habían convertido en uno de los biomas con mayor cobertura en la superficie terrestre, llegando a ocupar cerca del 40 % de la misma (FAO, 2014; Foley *et al.*, 2005).

El panorama en México se muestra muy similar, donde es posible observar como la extensión agrícola y pecuaria aumenta a costa de los bosques (INEGI, 2015; SEMARNAT, 2011). A nivel nacional se destina alrededor del 26 % del territorio, es decir, cerca de 54

millones de hectáreas, a actividades agrícolas y pecuarias (SEMARNAT, 2011), ambas actividades son de las más rentables económicamente para países en desarrollo, contribuyendo con el 30 % del Producto Interno Bruto (PIB) de estos países (Ramankutty *et al.*, 2018). Tan solo para el caso de la ganadería, se estima que alrededor de 1,000 millones de personas, dependen directamente de los ingresos de esta actividad (FAO, 2010). Por ello, a ambas actividades, se les confiere una relevancia económica, histórica, cultural y por supuesto ecológica, por lo que para algunos representa un dilema al momento de realizar prácticas de conservación (Guevara y Moreno-Casola, 2008).

Ambas actividades, tanto agricultura como ganadería, han sido ligadas a la degradación de los bosques. La degradación se ha definido en términos de pérdida de productividad, complejidad, estructura y diversidad original, se considera que el bosque ha reducido su integridad ecológica, funcionalidad y su capacidad de proveer de bienes y servicios (Clewel y Aronson, 2013; Foley *et al.*, 2005; Lamb y Gilmour, 2003; Rapport y Whitford, 1989). Actualmente, se estima que alrededor de 500 millones de hectáreas de bosque primario y secundario en el mundo, presentan algún grado de degradación a consecuencia de estas actividades (Kissinger *et al.*, 2012; Lamb y Gilmour, 2003), sin embargo, el efecto sobre los bosques y la consecuente degradación, se genera de manera distinta dependiendo de la actividad productiva que se desarrolle en el sistema forestal.

En el caso de la agricultura, se remueve completamente la cobertura vegetal de los bosques, por lo que puede ser considerado un *disturbio directo y puntual*. Este tipo de disturbio interrumpe abruptamente la estructura y funcionamiento del ecosistema, cambiando su composición, recursos y condiciones (Bazzaz, 1983; Pickett y White, 1985). De manera inmediata, algunos de los efectos pueden ser detectados de manera inmediata, como lo es: la erosión del suelo y cambios en su capacidad de retención de agua (Ramankutty *et al.*, 2018). Sin embargo, otros efectos son más tardados, como la pérdida de biodiversidad (relacionado con el uso de pesticidas, fertilizantes, pérdida de hábitat; Malhi *et al.*, 2014; Ramankutty *et al.*, 2018) y la alteración en la estructura de las cadenas tróficas (Tsiafouli *et al.*, 2015) o efectos de la fragmentación del bosque (Lamb y Gilmour, 2003).

Aunado a ello, el uso agrícola deja también un legado a mediano y largo plazo que pueden ir desde la modificación de atributos del suelo, como una menor contenido de materia

orgánica (Bizzari *et al.*, 2015; Brudvig *et al.*, 2013; Dupouey *et al.*, 2002), modificación de la textura (Dupouey *et al.*, 2002; Yesilonis *et al.*, 2016), aumento en los valores de pH (Flinn y Vellend, 2005; Yesilonis *et al.*, 2016), disminución de la fertilidad (Dupouey *et al.*, 2002; Flinn y Marks, 2007), así como efectos en la composición del sotobosque (Brudvig *et al.*, 2013) y de las comunidades resultantes, una vez que se detiene la actividad que generó el disturbio (Flinn y Marks, 2007; Thompson *et al.*, 2013).

Por otro lado, la ganadería ha sido clasificada como un *disturbio crónico*, particularmente cuando este se lleva a cabo directamente sobre la vegetación natural. Esta actividad se presenta de manera prolongada, crónica, con una severidad baja, pero que impiden la recuperación del ecosistema (Clewel y Aronson, 2013). El impacto de los *disturbios crónicos*, también clasificados como *estresores*, no siempre resulta tan evidente y notorio, sin embargo resulta contundente sobre la funcionalidad de los ecosistemas debido a que desencadenan procesos de deterioro irreversibles (CONAFOR, 2009; SER, 2004; Singh y Barbier, 1996).

Dentro de las principales consecuencias del pastoreo extensivo en los bosques se encuentran, la modificación a los ciclos hidrológicos y biogeoquímicos, alteración en la estructura y compactación del suelo y con ello, mayor escorrentía y erosión y menor retención de agua (Belsky y Blumenthal, 1997; Lutz, 1930; Savadogo *et al.*, 2007).

Por otro lado, también se le ha relacionado con cambios en la estructura y composición de las comunidades vegetales secundarias que se generan a partir de este disturbio (García-Barrios y González-Espinosa, 2004; Zahawi y Augspurger, 1999), debido a que disminuye la regeneración y funge como filtro ecológico para el establecimiento de algunas especies leñosas como los encinos (Blackhall *et al.*, 2008; Griscom *et al.*, 2009; Hernández-Vargas *et al.*, 2000; Jordan *et al.*, 2003; López-Sánchez *et al.*, 2014; Wassie *et al.*, 2009). Asimismo, puede favorecer la dispersión de ciertas especies pioneras, como leguminosas con frutos palatables para el ganado y/o invasoras exóticas (Holmgren, 2002; Miceli-Méndez *et al.*, 2008) y muchas veces, son estas especies pioneras los que impiden el avance en el proceso sucesional (*sucesión detenida*; Acácio *et al.*, 2009; Acácio y Holmgren, 2014; Zahawi y Augspurger, 1999).

En algunos casos, cuando la intensidad del disturbio es mayor, estas comunidades secundarias llegan a sustituir los bosques y parecen mantenerse indefinidamente (Casas *et al.*, 1995; González-Elizondo *et al.*, 2005; Rzedowski, 2006). Por ejemplo, matorrales de *Arctostaphylos* y *Dodonaea*, dominan densas áreas anteriormente correspondientes a bosques de encino. Estos matorrales son mantenidos por distintos disturbios antrópico, como pastoreo extensivo, tala e incendios, ligados a procesos de deterioro (Casas *et al.*, 1995).

Dentro de los bosques mexicanos, es común combinar actividades agrícolas y pecuarias, dentro de una misma área, o que se mantengan parches con distintos usos (Castillo-Lara, 2007; Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Es poca la literatura que aborda a ambas actividades y su efecto en conjunto dentro de los sistemas forestales, sin embargo, algunos autores las reportan como uno de los principales reductores de *resiliencia* en sistemas forestales (*resiliencia* es una propiedad emergente del sistema y se define como la capacidad del sistema de soportar el disturbio, manteniendo la funcionalidad, estructura e identidad del sistema; Folke *et al.*, 2010), provocando cruce de umbrales ecológicos y finalmente la transición a nuevos estados con comunidades vegetales diferentes (Dublin *et al.*, 1990; Holmgren, 2002; Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Magnuszewski *et al.*, 2015; Saccone *et al.*, 2014; Stromayer y Warren, 1997; van der Wai, 2006).

Estos nuevos estados mantienen composiciones y características distintas a las del bosque original y en algunos casos, sostienen una menor diversidad y riqueza, dando lugar a un tipo de ecosistema que no es el esperado para cierta zona y clima (Thompson, 2011). Los cambios en la composición de las comunidades y las nuevas dinámicas han sido comprendidas bajo *modelos de estado-transición* o modelos de estados alternativos estables, los cuales, a su vez, mantienen importantes consideraciones en temas de manejo, conservación y restauración de los sistemas forestales (Suding *et al.*, 2004).

1.3 Sucesión ecológica

1.3.1 Modelo mono-climax

La sucesión ecológica secundaria, se define como una serie de cambios en la estructura, composición y funcionamiento de una comunidad o ecosistema a través del tiempo (Chapin *et al.*, 2002; González-Elizondo *et al.*, 2005). Dentro de este proceso es fundamental considerar la intensidad, duración e historial de uso para poder relacionar los patrones de ensamblaje de las comunidades a ciertos usos o tipos de perturbación (Temperton *et al.*, 2004).

A partir del disturbio se modifican las condiciones ambientales y recursos en el sitio. Con ello se favorece la colonización de especies oportunistas que se mantenían latentes en el banco de plántulas o aquellas especies que migran desde los remanentes de vegetación circundante (por ejemplo, a través de lluvia de semillas), estas especies reciben el nombre de pioneras o colonizadoras iniciales (Pickett *et al.*, 2009; Whitmore, 1989).

Durante las etapas tempranas de la sucesión secundaria, el sitio se encuentra dominado por estas especies pioneras, las cuales comparten características en común, como el rápido crecimiento, altas tasas fotosintéticas, copiosa producción de semillas pequeñas y capacidad de tolerar las nuevas condiciones generadas por el disturbio (Fetcher *et al.*, 1985; Whitmore, 1989). Estas plantas brindan sombra, vuelven disponibles elementos limitantes en el suelo, enriquecen la cantidad de materia orgánica disponible o estimulan la actividad de la biota del suelo. Con ello, las condiciones ambientales van transformándose, lo que lleva a un paulatino reemplazo de las primeras especies colonizadoras y el avance a etapas subsecuentes de la sucesión, todo esto en ausencia de nuevos agentes de disturbio (Clewell y Aronson, 2013; Whitmore, 1989).

De acuerdo con la teoría clásica de la sucesión (modelo gradualista o del monoclímax), el reemplazamiento de las comunidades vegetales termina en un punto conocido como *clímax*, etapa en la que la comunidad alcanza un estado de equilibrio y domina completamente las condiciones ambientales locales. De acuerdo con Clements (1916), la sucesión asemeja al desarrollo de un organismo, donde se converge en un punto

culminante o de máximo desarrollo. Esta idea califica al proceso como lineal, continuo y determinista además, enfatiza la llegada a un estado de balance natural (Odum, 1969).

Algunas investigaciones en función del paradigma del monoclímax se presentaron en bosques boreales y deciduos, clasificando las extensas áreas homogéneas como comunidades clímax, adaptadas al clima predominante, siendo este último, el factor el de mayor relevancia para determinar la comunidad que se desarrollará (Cain, 1935; Clements, 1936; Cooper, 1913).

A pesar de que durante varias décadas este marco conceptual dominó a la ecología, se comenzó a considerar a los ecosistemas como sistemas complejos y sumamente dinámicos, por lo que se criticó la idea de una sola comunidad clímax (Pulsford *et al.*, 2016). Estas aseveraciones presentaban puntos en común de cuestionamientos a la teoría clementsiana: 1) en la sucesión se presentan fenómenos aparentemente estocásticos, lo que la vuelve poco predecible y ordenada (Connell y Slatyer, 1977; Gleason, 1939); 2) se puede presentar más de un punto o estado estable, en correspondencia a múltiples condiciones que dominan los sitios, no solo las condiciones climáticas como la teoría clásica afirmaba (Teoría del policlímax o multiequilibrio; van der Valk, 2014; Whittaker, 1953; Tansley, 1935) y 3) se cuestiona la idea de que la sucesión llegue a un punto final (teoría del no-equilibrio; Figura 1; Sousa, 1984; Veblen, 1992; Whittaker, 1953).

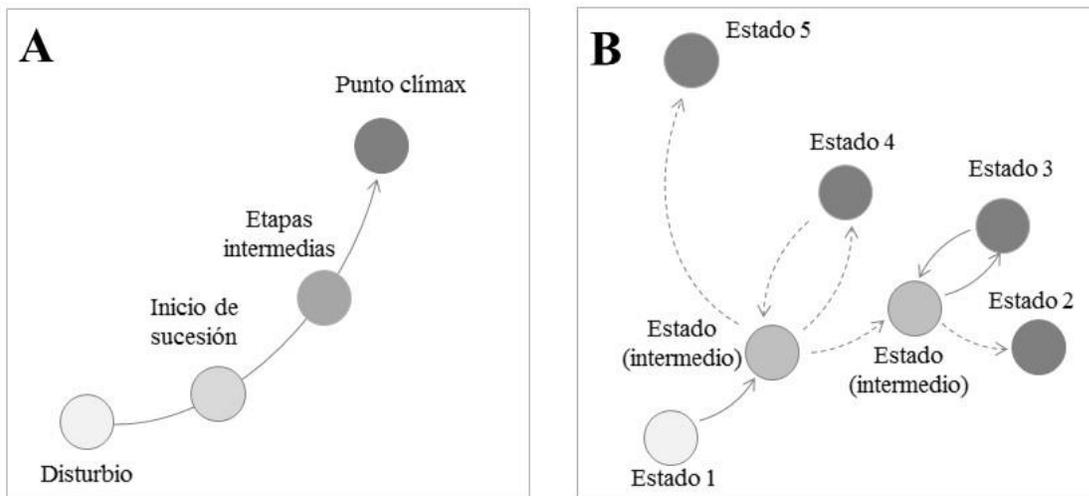


Figura 1. Ideas y teorías de sucesión, A) Teoría clásica clementsiana (modelo gradual), donde se propone la llegada del proceso de sucesión a un punto final o clímax, B) Teoría de multi-equilibrio y no equilibrio (modelo estado-transición), en ella se plantea que se puede llegar a varios puntos estables (estado 2-5) y la presencia de estados intermedios.

Los bosques resultan ser un modelo de estudio para contrastar esta idea, acuñándose el término de dinámica de parches, para describir este “mosaico” de estados con composiciones, dominancias y diversidad irregular (Clewell y Aronson, 2013).

Actualmente, se reconoce la importancia de las visiones de multi-equilibrio y de no-equilibrio como parte de la ecología que rige la recuperación de los ecosistemas, por lo que la teoría clásica es reemplazada por un conjunto de hipótesis que podrían no ser excluyentes entre sí (Clewell y Aronson, 2013). Estas nuevas visiones pueden ser más realistas y útiles para entender las trayectorias de recuperación y con ello, empatar la sucesión teórica a su aplicación directa en la toma de decisiones sobre manejo y restauración de los ecosistemas, adentrándose en mayor medida en la complejidad y dinamismo de los sistemas naturales (Hobbs y Suding, 2007).

1.3.2 Modelo estado-transición

La dinámica evidente de los ecosistemas y la huella general del ser humano dentro de gran parte de ese dinamismo (Ford, 2008; Malhi *et al.*, 2014; Woods y McCann, 1999), generando trayectorias únicas de recuperación (Suding *et al.*, 2004), difícilmente podía traducirse a una percepción de la sucesión como un proceso estático y lineal, resultando poco útil el concepto de comunidad en equilibrio.

En los últimos años, se ha reconocido la existencia simultánea de más de un punto de equilibrio ecológico o diferentes *estados alternativos estables* en un ecosistema (Clewell y Aronson, 2013; Pulsford *et al.*, 2016). Esta idea da paso al *modelo de estado-transición*, modelos conceptuales con mayor complejidad, no-linealidad, flexibilidad y multidireccionalidad, que ofrecen un mayor entendimiento sobre las dinámicas sucesionales y trayectorias de recuperación de las comunidades, en paisajes mosaico disturbados por el ser humano (Hobbs y Norton, 1996; May, 1977).

A la luz de los modelos de estado-transición, la vegetación puede cambiar abruptamente a una variedad de estados alternativos cuando llega a un punto de inflexión y cruza cierto *umbral ecológico*, difícil de revertir (Clewell y Aronson, 2013; Westoby *et al.*, 1989). Estos nuevos estados pueden mantener una composición distinta y contrastante a la del estado original, a pesar de compartir las mismas condiciones ambientales (Beisner *et al.*, 2003; Thompson, 2011). Los cambios entre los estados pueden darse por disturbios naturales (ej. fenómenos climáticos, incendios) o antropogénicos (ej. sobrepastoreo o incremento de nutrientes) así como por los efectos sinérgicos de ambos (Milton *et al.*, 1994; Milton y Hoffman, 1994).

Un *estado estable* puede definirse como una comunidad o configuración vegetal persistente (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007), de acuerdo a la composición florística dominante y esperada (Thompson, 2011), que a su vez es reforzada por retroalimentaciones (*feedbacks*; Suding *et al.*, 2004). Los mecanismos de retroalimentación aumentan la resiliencia e involucran efectos de las mismas especies (por ejemplo las plantas pirofitas favorecen la presencia del fuego, que a su vez beneficia su expansión), interacciones tróficas (p.ej. herbívoros manteniendo pastizales al ramonear selectivamente especies leñosas), así como cambios a largo plazo (p. ej. aumento de periodos de sequía que favorece a ciertas especies

resistentes, cambio climático; Scheffer *et al.*, 2001; Suding *et al.*, 2004). La resiliencia ha sido un término que ha cobrado gran relevancia dentro de los sistemas naturales, debido a su aplicación en ecosistemas degradados, donde la pérdida de resiliencia, lleva a una mayor fragilidad del ecosistema y proporciona una mayor facilidad para que “brinque” a un estado alternativo degradado (Suding *et al.*, 2004).

Cada estado mantiene cierta resiliencia que dificulta la reversibilidad del cambio; algunos autores consideran que se encuentra relacionada con la intensidad y duración de la presión así como de las características propias de cada ecosistema (Ratajczak *et al.*, 2017). De manera conjunta, se han propuesto conceptos como *secuestro de la sucesión* (por ejemplo, cuando un sitio es dominado completamente por alguna especie invasora de competencia agresiva que impide la entrada de otras especies; Mack *et al.*, 2001), haciendo referencia a la capacidad del estado de mantenerse estable y evitar que se recupere después de un disturbio. La alta resiliencia de los estados alternativos degradados implica un reto para proyectos de restauración (Acácio *et al.*, 2009).

La relevancia que aporta esta visión para la ecología de la restauración es el reconocimiento de distintas dinámicas y trayectorias de recuperación (*Histéresis*, es decir trayectorias de degradación y recuperación distintas) en ecosistemas que han sido alterados. En ellos, una vez que se cruzan los umbrales, la eliminación de la presión o del disturbio que origina el colapso del sistema a un estado degradado, no necesariamente implica su recuperación de las condiciones previas. En contraste, se requiere la interpretación de las retroalimentaciones que se presentan y las características del nuevo estado (Suding *et al.*, 2004). Con ello, se vuelve evidente la necesidad de reconocer las particularidades del sistema con estados alternativos así como comprender el proceso que confiere resiliencia a los estados más deseables, para que de esa forma se pueda manipular e intervenir eficientemente la sucesión (Beisner *et al.*, 2003; Bestelmeyer *et al.*, 2007; Scheffer *et al.*, 2001).

El modelo de estados alternativos fue planteado por primera vez para agostaderos (*rangelands*) en zonas áridas y semiáridas, como un modelo alternativo a la teoría convencional clementsiana, con el fin de ofrecer un marco conceptual más adecuado para el manejo y la restauración de estos sistemas (May, 1977; Milton *et al.*, 1994; Milton y Hoffman, 1994; Westoby *et al.*, 1989). Dentro de los sistemas de agostadero, autores como

Westoby *et al.* (1989), detectan dos estados estables, uno dominado por arbustos perennes (*Atriplex vesicaria*), y otro dominado por pastos (*Danthonia* spp.) y plantas de vida corta. En este tipo de ecosistemas se han centrado la mayoría de los estudios relacionados con estados alternativos estables, sin embargo, ha sido reconocido como un modelo aplicable para otros ecosistemas, como arrecifes de coral (Knowlton, 1992; Nyström *et al.*, 2000; Scheffer *et al.*, 2001), humedales (Adema *et al.*, 2002; Zweig y Kitchens, 2009), lagos (Carpenter *et al.*, 1999) y ríos (Phillips, 2011), matorrales (Dublin *et al.*, 1990), bosques lluviosos (Warman y Moles, 2009; Wood y Bowman, 2012), bosques deciduos (Acácio *et al.*, 2009; Acácio y Holmgren, 2014) y bosques de coníferas (Moris *et al.*, 2017).

Por ejemplo, se ha sugerido la transición de pastizales a matorrales secos (Dublin *et al.*, 1990), de bosques dominados por el género *Pinus* a bosques dominados por *Quercus* (Torres *et al.*, 2016) o de bosques de encinos a matorrales o chaparrales (Acácio *et al.*, 2009; Acácio y Holmgren, 2014). Dentro de los principales factores que llevan a estos cambios, se ha reconocido la sequía o incendios, así como la presencia y pastoreo de herbívoros (p. ej. Acácio y Holmgren, 2014; Dublin *et al.*, 1990; Odion *et al.*, 2010; Saccone *et al.*, 2014; Stromayer y Warren, 1997). Sin embargo, son pocos los estudios que abordan impactos acumulativos de múltiples disturbios antrópicos, aún cuando es una situación común dentro de los distintos ecosistemas (Bizzari *et al.*, 2015).

A pesar de que los modelos de estados estables han sido documentados en una amplia variedad de ecosistemas, es importante resaltar que las evidencias de la presencia de estos estados se ha centrado en observaciones en sistemas que responden rápidamente al cambio de condiciones. Sin embargo, pocos trabajos se han encargado de evidenciar la presencia, persistencia y transición (reversible o no) dentro de sistemas forestales de lento crecimiento, siendo aún más escasos los trabajos relacionados con bosques mexicanos. Es importante destacar que Lindig-Cisneros *et al.* (2007), realizaron un estudio dentro de un bosque de pino-encino, donde a través de observación en campo, propone este tipo de modelos para explicar mejor la recuperación del ecosistema, lo que sienta las bases para continuar dentro de esa línea.

La complejidad para documentar la ocurrencia de estos cambios drásticos pero lentos es una de las principales limitantes; requiere monitoreo y experimentación en periodos de

tiempo muy largos (Odion *et al.*, 2010; Seekell *et al.*, 2013). Debido a su importante aplicación en la conservación y el manejo de los ecosistemas resulta imperante avanzar en la obtención de datos en campo que permita identificar señales de cambio o que lleve a un mejor entendimiento de los mecanismos responsables, que permitan prever transiciones a nuevos estados y a la construcción de un marco conceptual más realista y por consiguiente útil (Beisner *et al.*, 2003; Scheffer y Carpenter, 2003).

1.4 Implicaciones para la restauración forestal

Internacionalmente se considera a la restauración forestal como una alternativa prioritaria y urgente para recuperar los bosques dañados, degradados o destruidos (Aronson y Alexander, 2013; SER, 2004). Por ejemplo, dentro del Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD), en la Convención de las Naciones Unidas para la lucha contra la Desertificación (UNCCD), así como dentro de los objetivos de Aichi (Objetivo 15) propuestos por la ONU, se incluyen la restauración como un componente clave para cumplir estas metas y una herramienta para contribuir a la adaptación al cambio climático, favorecer el crecimiento económico y aumentar la seguridad alimentaria de las comunidades dependientes de los sistemas forestales (Institute World Resources, 2014; IPBES, 2018; IUCN, 2018, 2012; Murcia *et al.*, 2015; ONU, 2018, 2015b; Tolvanen y Aronson, 2016).

México se ha comprometido legalmente con estos convenios y acuerdos, integrándolos a su agenda nacional. Esto representa una valiosa oportunidad para la restauración y la investigación en torno a ella, pero a su vez, viene acompañada de grandes retos que se tienen para llegar a una implementación (Ceccon *et al.*, 2015; Chazdon, 2017; López-Barrera *et al.*, 2017). Por ejemplo, la poca exploración ecológica de los encinos, limita la capacidad del país de alcanzar estos objetivos, siendo uno de los ecosistemas que menor atención han recibido en comparación con otros tipos de ecosistemas (Badano *et al.*, 2011, 2009; Flores-Cano, 2007).

A esto se puede sumar, el vacío en estudios dedicados a la sucesión, particularmente en bosques de encino en México, centrándose la mayoría de ellos a bosques de coníferas (Flores-Cano, 2007; González-Espinosa *et al.*, 1991). El éxito de la restauración en la

práctica, depende fuertemente de un conocimiento profundo sobre cómo funciona la sucesión ecológica, para poder determinar de qué forma resulta adecuado llevar a cabo estrategias de intervención y manipulación de este proceso (Clewell y Aronson, 2013; Prach *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2007).

Se pone en evidencia, además, algunas deficiencias de la teoría ecológica actual para el manejo y la restauración de los bosques. A pesar de las críticas recibidas a la teoría sucesional gradualista (clásica), la recuperación de los ecosistemas forestales sigue viéndose como un proceso predecible, donde las acciones de restauración asumen que una vez restablecidas las características abióticas históricas, el proceso de sucesión continuará hacia el restablecimiento de las condiciones bióticas originales, y por tanto finalmente alcanzar un estado de clímax predecible o semejante al ecosistema de referencia (Suding *et al.*, 2004). Las diferentes estrategias de restauración propuestas asumen la sucesión como un proceso controlable, posible de acelerar, guiar hacia una trayectoria deseable (Hobbs y Norton, 1996). Con ello se entra fuertemente al debate de la comunidad científica sobre la pertinencia del uso de un ecosistema de referencia, como un objetivo final de la restauración.

Es por ello que afondar en este tipo de aspectos puede brindar información sobre procesos menos conocidos, como la modificación de los mecanismos naturales de reemplazo de especies, invasión de especies, abrir nuevos panoramas sobre los ecosistemas de referencia además de detectar modelos que mejor se adapten a la dinámica de los bosques (Clewell y Aronson, 2013; González-Espinosa *et al.*, 1991).

2. HIPÓTESIS

Un legado de agricultura en conjunto con la presencia del ganado en bosques de encino, disminuirá la riqueza y abundancia de encinos y reducirá la materia orgánica, porosidad y nutrientes en el suelo, al mismo tiempo que aumentará la riqueza y abundancia de especies espinosas distintas a encinos, lo que genera la transición hacia un nuevo estado alternativo estable.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

- Evaluar el efecto de la agricultura y la ganadería sobre la transición a estados alternativos estables a partir de un bosque de encino.

3.2 Objetivos particulares

- Contrastar la composición, diversidad y cobertura vegetal en parches con diferentes usos agrícolas y pecuarios en un bosque de encino.
- Comparar la composición y estructura del suelo en parches con distintos usos agrícolas y pecuarios en un bosque de encino.
- Evaluar el efecto de la agricultura y ganadería sobre la densidad y diversidad de plántulas en un bosque de encino, como un indicador de regeneración forestal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en un paisaje dominado por bosque de encino ubicado en el estado de San Luis Potosí. El sitio se localiza al suroeste del municipio de San Nicolás Tolentino, dentro de la localidad “El Pinal”, ubicado en las coordenadas 100° 34′9.78″O y 22° 11′ 16.14″N, en la sierra de Álvarez. Cuenta con un rango de altitud entre 1,702 y 1,874 m s.n.m, una temperatura media anual de 19.2 °C y una precipitación media de 654.1 mm al año (García-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011; SMN, 2010).

La temporada de lluvias abarca los meses de mayo a octubre, mientras que la temporada de estiaje se concentra en los meses de noviembre a abril, correspondiéndole un clima de tipo BSh, es decir, clima semiárido cálido (CEDEM, 2000; Sánchez *et al.*, 1999). De acuerdo con INEGI (2009), el área de estudio se encuentra dentro la región hidrológica Pánuco, en la cuenca Rio Tamuin y en la subcuenca Rio verde.

El tipo de suelo que predomina se categoriza como leptosol, el cual es un suelo fuertemente relacionado con sistemas montañosos, considerados poco desarrollados, delgados y pedregosos. De manera complementaria se pueden encontrar vertisoles, phaeozem y luvisoles, alrededor del sitio de estudio (INEGI, 2007). Además, se presentan afloramientos de rocas ígneas extrusivas así como sedimentarias luticas-areniscas, de origen cenozoico y mesozoico, respectivamente (INEGI, 1988).

Dentro de las principales actividades económicas que se practican en la zona se encuentra la agricultura de temporal para autoconsumo, sobresaliendo cultivos como el maíz, el frijol y el chile, así como la ganadería, principalmente de ganado bovino, ovino y porcino y la silvicultura, siendo las primeras dos las de mayor relevancia para las comunidades, considerando la extensión dedicada a tales fines (CEDEM, 2000).

En relación a la tenencia de la tierra, el sitio de estudio corresponde a una pequeña propiedad (privada) de 85 ha, donde actualmente se practica el pastoreo de ganado bovino de manera continua (libre y extensivo), es decir, el ganado pastorea directamente sobre la vegetación (dentro del bosque de encino), sin embargo, también se mantienen legados de

actividades agrícolas en algunas zonas (sitios que fueron campos de cultivos y posteriormente fueron dedicadas a actividades pecuarias, sin pasar tiempo de recuperación entre una y otra). La combinación de ambas actividades productivas, es una práctica común alrededor del sitio de estudio y de manera general en los bosques de encino de sierra de Álvarez y México (Castillo-Lara, 2007). La heterogeneidad de usos de la tierra que se tiene en el lugar y las distintas asociaciones vegetales que se pueden observar (con composiciones contrastantes y poca similitud, a pesar de mantener una corta distancia entre ellas), lo convierte en un sitio adecuado para evaluar las causas de esas diferentes comunidades vegetales observadas y su relación con las actividades antrópicas que se han llevado a cabo.

4.1.1 Historial de uso

Para obtener la información que se presenta a continuación fue necesario realizar una entrevista compuesta de preguntas abiertas (Anexo 1), la cual fue contestada por dos personas (el propietario actual del sitio y su esposa), las cuales se encuentran directamente relacionadas con el manejo pasado y presente del lugar.

El área de estudio ha sido manejada por dos personas distintas en diferentes periodos de tiempo, con impactos directos sobre el manejo de la vegetación del lugar.

El primer dueño mantuvo en paralelo actividades de agricultura y ganadería, aproximadamente desde el año de 1920. Las partes del terreno dedicadas a los cultivos eran cercadas con alambre de púas, excluyendo el pastoreo del ganado, mientras que en el resto del área se mantenían alrededor de 50 bovinos, los cuales pastoreaban libremente y de manera directa sobre la vegetación (bosque de encino). Se sembraba principalmente maíz y frijol. De acuerdo con los pobladores, solamente se recurría a la yunta, por lo que no se hacía uso de maquinaria, ni de fertilizantes químicos. Se removía manualmente con machete las malezas, mas no se tienen registros de aplicación de fuego.

La producción agrícola era utilizada para autoconsumo, mientras que el ganado se destinaba para la venta de carne. Para 1973, el dueño migró fuera del país y quedó a cargo del terreno un segundo dueño, el cual también había estado fuera de México y regresaba. Por 17 años se mantiene un manejo muy similar al descrito anteriormente, pero para 1990 se deja de sembrar dentro de las parcelas de cultivo (sitios abiertos principalmente cercanos a

caminos, rodeados de una matriz de bosque). De acuerdo con el dueño, fue debido a la poca producción así como a la destrucción de cultivos por animales silvestres (jabalíes). No obstante, se mantiene el pastoreo de ganado, ahora también dentro de los sitios que eran destinados exclusivamente a agricultura, por lo que eliminan el cercado.

A partir de esa fecha a la actualidad se mantienen un aproximado de 30 a 40 cabezas de ganado (dentro de las 85 ha), dedicadas a su comercialización, principalmente local. Dentro del sitio de estudio se mantienen al ganado de mayo a noviembre y si el agua escasea, es trasladado a otro sitio. De haber agua suficiente en los arroyos y pozos (se encuentran dos), el ganado permanece en el área durante todo el año. Su alimentación depende completamente de la vegetación que se presenta en el lugar. Algunas de las especies reconocidas por el dueño que son consumidas por el ganado son: *Acacia farnesiana* (fruto y follaje tierno), *A. pennatula* (fruto y follaje tierno), *Ageratina areolaris* (follaje), *Amelanchier denticulata* (follaje), *Baccharis serratifolia* (follaje), *Buddleja cordata* (follaje), *Litsea schaffneri* (follaje), *Lysiloma acapulcense* (follaje tierno), *Mimosa aculeaticarpa* (fruto y follaje tierno), *Opuntia lasiacantha* (cladodios y frutos), *O. tomentosa* (cladodios y frutos), *Quercus* spp. (sin diferenciar entre especies, follaje, semilla) y *Rhus aromatica* (follaje).

Los animales prefieren sitios planos o con poca pendiente para descansar, así como aquellos que les ofrecen sombra; durante las noches se acercan a los sitios más abiertos y cercanos al camino.

Otra actividad que se lleva a cabo dentro de esta área es la extracción de leña (de encinos principalmente), aunque se realiza de manera esporádica y únicamente para autoconsumo. No se han presentado incendios dentro del terreno, por lo menos en un periodo de 45 años.

4.2 Diseño experimental

El muestreo se realizó durante los últimos meses de la temporada de lluvias (octubre-noviembre en 2017) así como en la temporada de estiaje (febrero-marzo 2018). El área de estudio consta de una matriz de bosque de encino, con parches (adyacentes entre ellos y

distribuidos de manera continua) que fueron dedicados a diferentes actividades antrópicas: 1) agricultura y posteriormente ganadería (es decir, hubo inicialmente remoción de la cubierta vegetal y se dedicaron estas áreas para cultivos y posteriormente se abandonó esta actividad y se continuó con pastoreo de ganado directamente en la vegetación), 2) únicamente ganadería (pastoreo llevado a cabo directamente sobre la vegetación) y 3) poca o nula presencia de ganado u otra actividad de origen antrópico (como agricultura o tala).

Considerando lo anterior, se trazaron 36 transectos de 250 m² cada uno (10 x 25 m; modificado de Gentry, 1982; Trejo y Dirzo, 2002), procurando una separación mínima de 40 m entre uno y otro, distribuidos dentro de parches con asociaciones vegetales que en apariencia, eran distintas. Para el proceso de selección de la ubicación de cada transecto: 1) se iniciaba con parches de vegetación que mantenían asociaciones vegetales contrastantes (generalmente se iniciaba con parches donde se había mantenido actividades agrícolas y posteriormente pastoreo de ganado), 2) dentro de ese parche, la ubicación de cada transecto se mantenía al azar siempre y cuando se trazaran de manera perpendicular a la pendiente y lo más paralelo al anterior que el terreno lo permitiera, 3) la cantidad de transectos trazados por parche dependía de su tamaño para poder abarcar la totalidad del parche correspondiente, 4) una vez cubierto el parche se continuaba con el muestreo del parche de vegetación adyacente o lateral (de manera general estos parches siguientes correspondían a sitios donde únicamente se había llevado a cabo ganadería), hasta que se alcanzaban los parches que correspondían a aquellos sitios donde se mantenía poca o nula presencia de actividades antrópicas. Sin embargo, los parches no siempre mantienen una delimitación clara.

Es importante aclarar que el largo de los transectos (25 m) y su distanciamiento se determinó de acuerdo a las observaciones hechas en campo del tamaño de los parches, considerando que se presentaban parches pequeños y angostos. Se evitó trazar los transectos cerca de arroyos, lo que correspondería a una vegetación de galería, buscando evitar incluir otros tipos de variaciones, además de buscar mantener la mayor homogeneidad posible dentro del transecto (Figura 2).

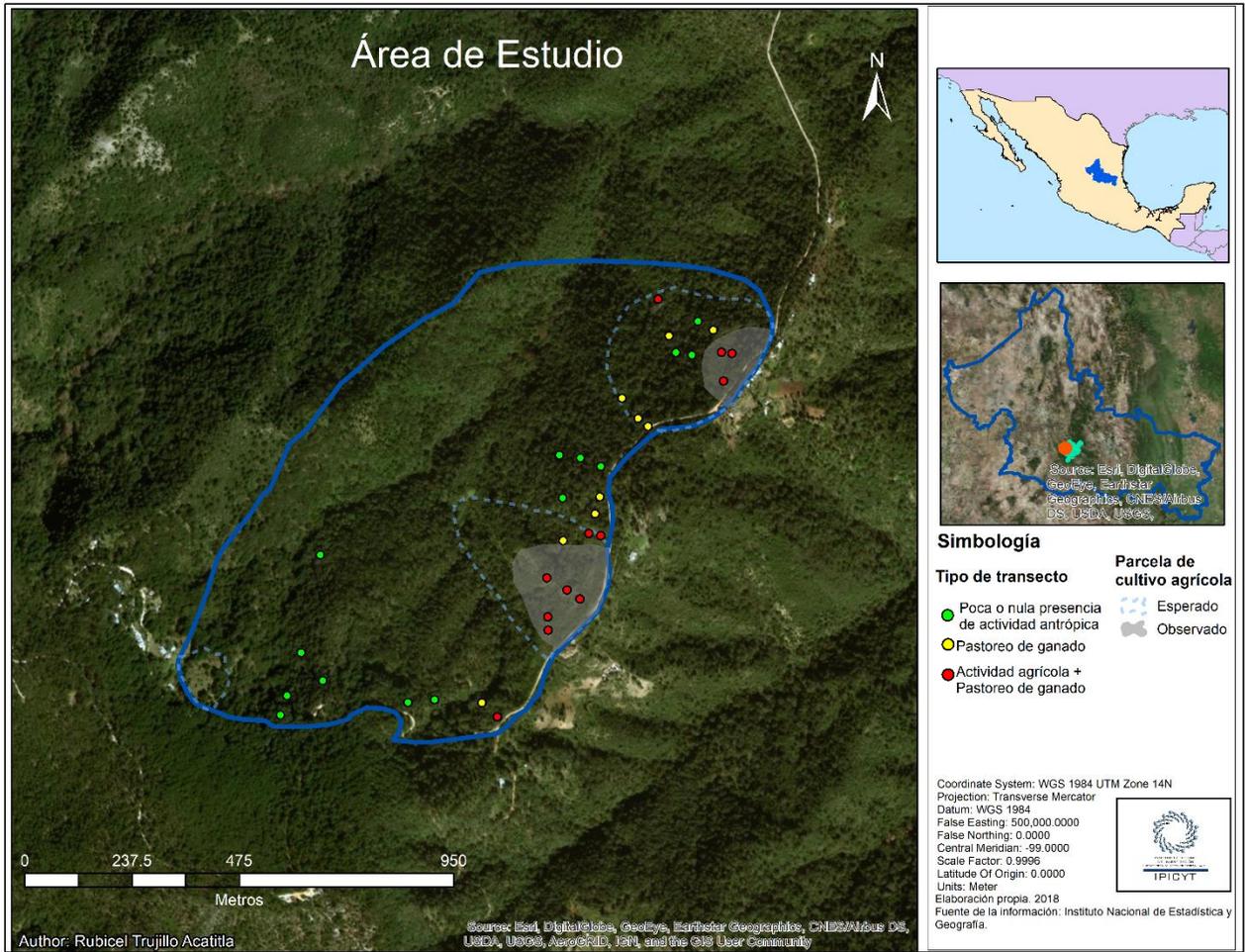


Figura 2. Ubicación del área de estudio y de los transecto establecidos para la caracterización de los diferentes asociaciones vegetales. Los círculos de distintos colores hacen referencia al uso histórico del parche, considerando las variables de disturbio y el conocimiento local. La línea punteada representa la extensión de las parcelas de cultivo originales ya abandonadas identificadas por el dueño actual, mientras que de acuerdo a lo observado en campo la extensión podría ser menor. Autor: Rubicel Trujillo Acatitla.

4.3 Colecta de datos

4.3.1 Composición vegetal

Para determinar la diversidad y abundancia vegetal se contabilizó e identifico cada árbol y arbusto con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayores a 1 cm y una altura mayor a 1.3

m, que se encontraban dentro del transecto principal de 10 x 25 m (Figura 3). De cada individuo se midió el perímetro a la altura del pecho (1.3 m desde el suelo), utilizando cinta métrica, para posteriormente calcular el DAP. Para la identificación taxonómica se recurrió a guías de campo, así como a la colecta de especímenes, procesados de acuerdo a las técnicas establecidas por Gaviño-De la Torre *et al.* (1980).

Estos ejemplares fueron identificados a través de claves dicotómicas locales (García-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011) y de sitios con vegetación similar (La Flora del Bajío y zonas adyacentes) así como con listados florísticos de la zona (Castillo-Lara, 2007; Rzedowski, 1961; Sabás-Rosales *et al.*, 2015; Sánchez *et al.*, 1999). Las especies obtenidas fueron cotejadas en el herbario “Isidro Palacios”, del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas (SLPM), perteneciente a la Universidad Autónoma de San Luis Potosí y con expertos del área de estudio que ahí laboran.

4.3.2 Estructura vegetal

La estructura de la vegetación se determinó de acuerdo a la altura promedio del dosel, a la cobertura del mismo y a la cobertura vegetal del suelo (por forma de vida). La medición de cada una de estas variables fue realizada en cuatro puntos equidistantes entre sí (cada 5 m), a lo largo del transecto (Figura 3). La altura promedio del dosel se estimó visualmente, considerando a los árboles y arbustos cercanos al punto de muestreo, mientras que la cobertura del dosel se realizó a través de fotografías de ángulo amplio y software especializado (CID Bioscience CI-110 Plant Canopy Imager®).

Para la cobertura vegetal del suelo, se utilizaron cuadrantes de 1 x 1 m, igualmente espaciados en el transecto principal. El cuadrante estaba dividido por líneas de nylon que generan cuadrículas de 20 x 20 cm, lo que permite realizar un conteo rápido de los espacios ocupados por vegetación (arbustos, herbáceas, gramíneas, helechos, musgos, mantillo, heces y suelo desnudo) para finalmente calcular un porcentaje de cobertura por cada tipo.

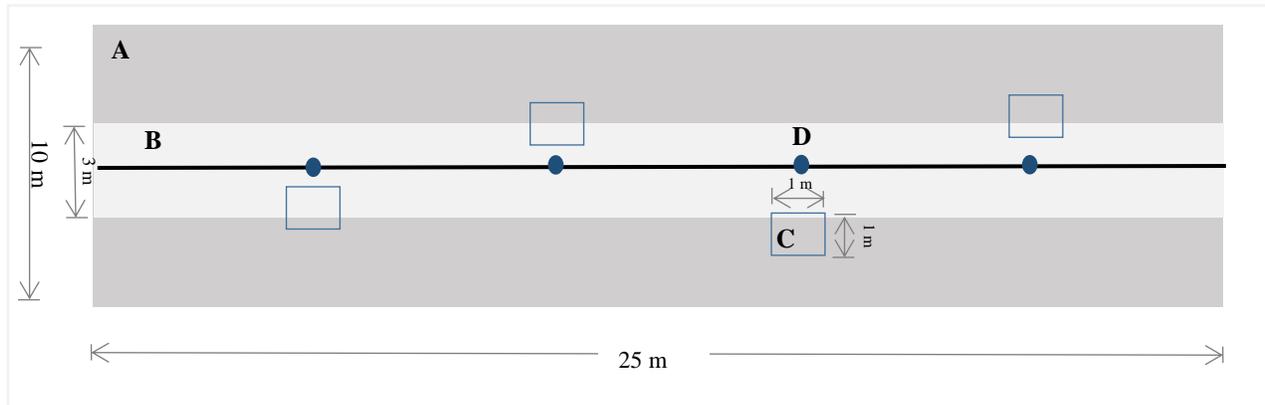


Figura 3. Tamaño de transectos y cuadrantes utilizados para la determinación de la estructura y composición de la vegetación y el suelo. A: Transecto principal donde se contabilizó, midió e identificó todos los árboles y arbustos (DAP>1 cm y altura>1.3 m), B: Subtransecto para conteo e identificación de plántulas y juveniles de árboles y arbustos (altura>10 cm y <1.3 m), cantidad de heces y senderos, C: Cuadrante de 1 x 1 m para cobertura vegetal del suelo, D: Punto de muestreo, cobertura y altura de dosel así como variables edáficas (carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total, textura, pH, biomasa seca de mantillo), topográficas (altitud, pendiente, exposición) y de disturbio (compactación de suelo).

4.3.3 Fertilidad y estructura del suelo

La fertilidad del suelo fue determinada a través del contenido de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo total, así como pH, este último es incluido aquí debido a su relación con la disponibilidad de ciertos nutrientes (Binkley y Fisher, 2013). Además, se incluye en este apartado, la cantidad de biomasa seca de mantillo, por su relación con el ciclaje de nutrientes y sus efectos sobre la estructura del suelo. Por otro lado, la textura del suelo afecta procesos de retención de humedad y nutrientes, que a su vez pueden correlacionar con variaciones de vegetación a pequeña escala, por ello, es una parte relevante dentro de las variables edáficas (Binkley y Fisher, 2013; Chapin *et al.*, 2002).

Para ello, se extrajeron en cada transecto, cuatro submuestras (una por cada punto de muestreo; Figura 3) utilizando cilindros metálicos que alcanzaban una profundidad de 8 cm (con un volumen de 76 cm³). Estas submuestras fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta por transecto. Cada una de ellas fue secada (en una estufa BINDER® a 60 °C) y

tamizada a través de una criba de 2 mm, para posteriormente ser procesadas con respecto a cada método de determinación.

La determinación de carbono orgánico y nitrógeno total se realizó a través de un analizador elemental (COSTECH®), con muestras a las que previamente se les aplico un protocolo para eliminar carbonatos usando ácido clorhídrico. En el Cuadro 1, se resumen el método de análisis que se empleó para cada uno de los parámetros mencionados con anterioridad.

Cuadro 1. Variables edáficas y método utilizado para su determinación en laboratorio

Variable	Método	Referencia
Nitrógeno total (NT)	Analizador elemental de combustión (COSTECH® ECS4010)	Jimenez y Ladha, 1993
Fósforo total (FT)	Procedimiento de Bray y Kurtz (espectrofotómetro de UV-visible Genesys 10uv, Thermo Scientific®)	NOM-021-SEMARNAT-2000
Carbono orgánico (CO)	Analizador elemental de combustión (COSTECH® ECS4010)	Jimenez y Ladha, 1993
pH	Método electrométrico (Potenciómetro Orion versaStar, Thermo Scientific®)	NOM-021-SEMARNAT-2000
Textura	Procedimiento de Bouyoucos	NOM-021-SEMARNAT-2000

Para estimar la biomasa seca de mantillo que cubre el suelo, se utilizó un cuadrante pequeño (0.5 x 0.5 m), el cual se colocó también, en cada punto de muestreo, donde se colectó y determinó el peso fresco (en campo) a través de una báscula granataria digital (Ohaus®; peso A). Para convertir el peso fresco a peso seco, se tomó por cada transecto una muestra de mantillo previamente pesada en campo (peso B) y se llevó al laboratorio, donde se secó en una estufa a 60 °C por cinco días, hasta alcanzar peso constante (peso C). Estos datos

fueron extrapolados a los pesajes realizados en campo del mantillo (peso A), a través de la siguiente ecuación, obteniendo una aproximación del peso seco correspondiente a cada punto en el transecto:

$$\begin{aligned} & \text{Biomasa seca de mantillo}_{\text{transecto } i} \\ &= \frac{\text{Peso húmedo } A_{\text{transecto } i} (g) \times \text{Peso seco } C_{\text{transecto } i} (g)}{\text{Peso húmedo } B_{\text{transecto } i} (g)} \end{aligned}$$

4.3.4 Variables topográficas y de disturbio antropogénico

Cada uno de los transectos fueron georreferenciados (GPS Garmin®), lo que permitió determinar su altitud al inicio y al final del transecto. En cada uno de los puntos de muestreo se registró la pendiente, utilizando una aplicación móvil (Gamma Play, Compass®) y la exposición se determinó usando una brújula (Figura 3).

A pesar de que la densidad aparente es una variable relacionada con la estructura del suelo, en este trabajo, densidad aparente, junto con resistencia a la penetración, son utilizadas como una aproximación a la compactación del suelo, que puede ser causada por el pisoteo del ganado o la tala inicial (Belsky y Blumenthal, 1997; Savadogo *et al.*, 2007), por lo que ambas fueron consideradas como variables de disturbio.

Aunado a ello, se incluyó un conteo de la cantidad de heces y senderos que se encontraban a lo largo del subtransecto de 3 x 25 m (Figura 3). Con los cuales se estableció un indicador indirecto de la presencia/ausencia del ganado y la preferencia que tienen hacia ciertos sitios (Ramirez-Marcial *et al.*, 2001).

La densidad aparente se determinó a través del método del cilindro de volumen conocido, que consiste en extraer núcleos de suelo sin perturbar, con un cilindro metálico, en este caso alcanzando una profundidad de 8 cm, núcleos que finalmente eran guardados en bolsas herméticas, para posteriormente ser secados a 60 °C por un periodo de siete días, hasta alcanzar peso constante. Para el cálculo de la densidad aparente se utilizó la siguiente ecuación:

$$\text{densidad aparente} = \frac{\text{Peso seco del suelo } (g) - \text{Peso de rocas } (g)}{\text{Volumen del cilindro } (cm^3) - \text{Volumen de rocas } (cm^3)}$$

De cada transecto fueron extraídos un total de cuatro núcleos (uno por cada punto de muestreo; Figura 3) usados para el cálculo de densidad aparente, mientras que en el caso de la resistencia a la penetración se llevó a cabo con cinco lecturas en cada punto de muestreo (es decir, un total de 20 lecturas por transecto), a través de un penetrómetro (Lang penetrómetro Modelo Generación Verde®; Flores y Alcalá, 2010).

4.3.5 Estabilidad de las comunidades vegetales

Como un indicativo de regeneración forestal así como de continuidad y permanencia en el tiempo de las comunidades vegetales, se evaluó el banco de plántulas y juveniles (haciendo referencia al conjunto de renuevos latentes, presentes en el suelo del bosque, potencialmente capaces de reemplazar a las plantas adultas; Chapin *et al.*, 2002) a través de subtransectos de 75 m² (3 x 25 m), dentro del transecto principal (modificado de Olvera-Vargas *et al.*, 1996; Ramirez-Marcial *et al.*, 2001; Figura 4).

En estos subtransectos se contabilizó e identificó cada plántula de árbol o arbusto, con una altura mayor a 10 cm y menor a 1.3 m (Olvera-Vargas *et al.*, 1996). Al igual que con las plantas adultas, para la identificación taxonómica se recurrió a guías de campo, así como a la colecta de especímenes, que posteriormente fueron identificadas a través de claves dicotómicas o llevadas al herbario antes mencionado. Debido al reducido tamaño de las plántulas en algunos casos solo se logró la determinación hasta género o familia de los individuos.

Es importante mencionar que dentro de este trabajo no se diferenció entre plántulas provenientes de semilla y aquellas procedentes de rebrotes (especialmente frecuente en encinos), por lo que los datos obtenidos se deben interpretar a reserva de ello.

4.4 Análisis estadísticos

4.4.1 Variables florísticas

Para evaluar el esfuerzo de muestreo de la riqueza vegetal se elaboraron curvas de acumulación de especies (con 100 permutaciones) utilizando el Jackknife de segundo orden, considerado como el estimador de menor sesgo y sobreestimación para plantas leñosas (López-Gómez y Williams-Linera, 2006; Palmer, 1990).

Con el fin de identificar la divergencia entre la composición de las comunidades, es decir, considerando la abundancia y la identidad de las especies, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS). La ordenación se basó en la distancia Bray-Curtis (con doble estandarización Wisconsin), debido a que es la que mejor se adapta a datos con varios ceros, como es en este caso, además que se muestra ampliamente reportado dentro de estudios ecológicos similares (Kindt y Coe, 2005; Saccone *et al.*, 2014). La prueba de bondad de ajuste se estimó en función del *stress*, donde valores cercanos a cero indican un mejor ajuste. Esta técnica es estándar para detectar disimilitudes en ensamblaje de plantas (Loydi *et al.*, 2014; Zuur *et al.*, 2007).

Para evaluar la separación de los datos de composición en diferentes comunidades, se corrió un análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA), basada en 999 permutaciones aleatorias. Este análisis separa las disimilitudes en fuentes de variación y usa una serie de permutaciones para determinar la significancia de esa separación con cierto margen de confianza (expresado con un *valor de p*) entre los grupos clasificados por el análisis NMDS (Anderson, 2001). Antes de realizar la PERMANOVA, fue necesario aplicar un análisis multivariante de homogeneidad de varianzas (PERMDISP) que permitiera confirmar la equitatividad de varianzas entre los grupos, a partir de un valor de significancia obtenido después de 999 permutaciones y con ello validar los resultados obtenidos del PERMANOVA (Anderson, 2006; Oksanen *et al.*, 2017).

El análisis anterior implica la clasificación de cada uno de los transectos en tres asociaciones previamente acordadas en campo, considerando el aspecto del parche (es decir, la asociación vegetal característica y dominante). Si bien la PERMANOVA permite

confirmar diferencias significativas entre las composiciones de las asociaciones, este análisis no garantiza que no se presente otra clasificación que describa mejor los datos, sin depender de una categorización a priori. Por tal motivo, se realizó un análisis de clúster jerarquizado donde se utilizó de igual manera, la matriz de disimilitud calculada con la distancia Bray-Curtis y aplicando el método de varianza mínima de Ward2 como algoritmo de agrupación, el cual maximiza la homogeneidad dentro de los grupos, es menos sensible a los valores extremos y más apta para estudios de comunidades vegetales (Chandler *et al.*, 2017; Escudero *et al.*, 1994). Así mismo, se calculó el Índice de Sørensen, con la finalidad de tener un valor claro del grado de similitud entre una y otra comunidad.

Fueron utilizadas las funciones “metaMDS”, “adonis”, “betadisper” y “hclust”, en el paquete VEGAN de la plataforma R, para realizar el análisis NMDS, PERMANOVA, PERMDISP y análisis de Clúster, respectivamente (Oksanen *et al.*, 2017).

Antes de realizar los análisis antes descritos, los datos de abundancias fueron transformados con raíz cuarta, para que las especies más abundantes influyeran menos en el análisis y que las diferencias detectadas no fueran únicamente debido a la sensibilidad del método a valores extremos (Kindt y Coe, 2005). Además, para el caso de las comunidades de plántulas y juveniles, se eliminaron aquellos transectos donde solamente se había reportado una única especie.

Las comunidades resultantes de los análisis anteriores fueron caracterizados mediante curvas de rango-abundancia, las cuales ordenan las especies según sus abundancias dentro de cada comunidad (Moreno, 2001). Asimismo, se calculó el índice de valor de importancia (IVI) para cada especie, el cual se utilizó para determinar la importancia ecológica de cada una y con ello, su contribución a la composición de la comunidad. Se calculó la diversidad dentro de cada comunidad vegetal a través del índice de Shannon-Wiener (H'). Para ello se utilizó el paquete Biodiversity.R (Kindt y Coe, 2005) de la plataforma R.

Para comparar la diversidad y riqueza, se incluyó dentro de la base de datos una variable categórica referente a las comunidades vegetales detectadas previamente por los análisis NMDS y PERMANOVA. Esta variable fue utilizada como variable independiente de los modelos de regresión lineal (para el caso de diversidad) y modelos lineales

generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) con distribución de errores Poisson (para contrastar riqueza).

Con la finalidad de conocer cuales especies ejercían un mayor efecto sobre el patrón de agrupamiento que mostro el análisis NMDS, se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER), basado en 999 permutaciones, el cual cuantifica la contribución de las especies en la di(similitud) entre los grupos (Clarke, 1993; Clarke y Warwick, 2001). Fue utilizada la función “with” y “simper”, también dentro del paquete VEGAN (Oksanen *et al.*, 2017). Es importante aclarar que en este caso, los datos también fueron transformados con raíz cuarta, antes de realizar el análisis antes mencionado.

4.4.2 Variables ambientales y de disturbio antropogénico

Se compararon las variables ambientales en función de las asociaciones vegetales detectadas en los análisis previos (NMDS y PERMANOVA), es decir, en cada uno de los modelos que se mencionan a continuación, se tomó como variable independiente la comunidad vegetal a la que pertenecía cada transecto (unidad experimental).

En el caso de las variables edáficas, es decir, el contenido de carbono orgánico, nitrógeno total y fósforo total, así como de pH del suelo, se compararon las comunidades con modelos de regresión lineal. El análisis de la textura del suelo es un caso particular, ya que primero se utilizó un análisis PERMANOVA, considerando la matriz entera de porcentajes de arena, limo y arcilla, y después se realizaron modelos de regresión lineal para cada una de estas variables por separado (arcilla, limo, arena) y contrastándolas entre las comunidades vegetales.

El contraste de variables topográficas, es decir, altitud y pendiente, se realizó a través de modelos de regresión lineal, mientras que para comparar el número de heces y senderos se utilizaron modelos lineales generalizados con distribución de errores Poisson (GLM).

Para las variables que tuvieron varias mediciones por transecto (cobertura de dosel, altura del dosel, cobertura de suelo, biomasa seca de mantillo, densidad aparente y resistencia a la penetración), se aplicaron modelos lineales con efectos mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio). Para la selección del mejor modelo fue utilizado el

valor *AIC* (Criterio de Información de Akaike) y la razón de verosimilitudes (*Likelihood ratio test*; Zuur *et al.*, 2009).

Además, con la finalidad de evaluar la similitud del patrón de separación observado entre las asociaciones de la vegetación aérea y las del sotobosque, se incluyó un análisis NMDS con los porcentajes de cobertura vegetal (árboles, arbustos, helechos, musgos, gramíneas, herbáceas). Complementando este análisis se aplicó una PERMANOVA para obtener un valor de significancia del patrón de diferenciación obtenido por la ordenación.

Es importante aclarar que para poder realizar comparaciones de parejas de grupos (similares a las pruebas post-hoc), en todos los modelos mencionados (lineales con efectos mixtos, lineales generalizados y regresiones lineales) se utilizaron los valores de los coeficientes relativos al nivel de referencia. Para ello se fue modificando el orden de los niveles del factor, en este caso el tipo de comunidad vegetal, para que el modelo cambiará la referencia con la cual se calculan los coeficientes relativos (Zuur *et al.*, 2009).

Por otro lado, para determinar los factores ambientales y de disturbio que más contribuyen a la separación de los datos en las tres comunidades vegetales observados en el ordenamiento NMDS, fue ajustada tal ordenación a la matriz de variables explicativas, en este caso las variables topográficas (altitud y pendiente), de disturbio (cantidad de heces, cantidad de senderos, densidad aparente, resistencia a la penetración), edáficas (contenido de carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total, textura y pH) y de estructura de la vegetación (altura promedio y cobertura de dosel). La contribución de cada variable a la separación de las comunidades fue cuantificada a través del coeficiente Pearson de las variables que significativamente correlacionaron con el patrón de separación obtenido en el análisis NMDS. El valor de *p* de cada variable está basado en 999 permutaciones aleatorias de los datos. Esto se llevó a cabo con la función “*envfit*”, bajo el paquete VEGAN (Oksanen *et al.*, 2017).

Para permitir la comparación directa de las distintas variables ambientales, las cuales mantenían diferentes escalas y unidades, éstas fueron estandarizadas y centradas, restando la media de cada una de ellas y dividiendo entre su desviación estándar, tanto en el caso de la vegetación adulta, como para plántulas y juveniles (Zuur *et al.*, 2007).

La contribución del conjunto de variables ambientales (topográficas y edáficas) y de disturbio a la separación de comunidades, se comparó a través de la realización de un análisis de partición de la varianza. Este método se basa en análisis de redundancia (RDA) y utiliza R^2 ajustadas para particionar la variación en composición de la comunidad explicadas por un conjunto de variables y sus combinaciones (Legendre, 2008; Oksanen *et al.*, 2017). Se utilizó la matriz de variables estandarizadas que se mencionó anteriormente.

Dentro de este análisis se incluyeron únicamente aquellas variables que tuvieron una correlación significativa dentro de la ordenación NMDS, sin embargo, no se incluyó a la variable pendiente, debido a que presentaba una estrecha relación con las actividades antrópicas (se habla de ella más adelante). Es importante aclarar que también fueron excluidas las variables de estructura de vegetación por no considerarlas “explicativas” de la variación observada, por el contrario en este estudio se consideran también como un efecto y no únicamente de causa debido a la existencia de retroalimentaciones. Para el análisis de partición de varianza fue usada la función “varpart” dentro del paquete “VEGAN” (Oksanen *et al.*, 2017).

Con la finalidad de contar con indicios de estabilidad y permanencia de las comunidades vegetales obtenidas, se realizó un NMDS considerando la composición del banco de plántulas y juveniles, esperando que los mismos patrones de similitud y disimilitud fueran claros también dentro de las plántulas. Siguiendo las mismas condiciones mencionadas para el NMDS aplicado a adultas. A su vez, esta ordenación fue ajustada a las variables explicativas (topográficas, de disturbio, edáficas y de estructura de vegetación), para conocer la importancia de cada una sobre la ordenación obtenida del banco de plántulas, lo lleva a explicar la relevancia de ciertas variables en las primeras etapas de ensamblaje de las comunidades.

Asimismo, se compararon las especies dominantes de la comunidad de adultas y de la comunidad de juveniles a partir de sus curvas de rango-abundancia. A través de un test de Mantel se correlacionaron las matrices de composición de la comunidad del banco de plántulas y juveniles y la vegetación adulta (aérea; utilizando la distancia Bray-Curtis y datos transformados con raíz cuarta). Su significancia fue calculada a partir de 999 permutaciones aleatorias y fue utilizada la función “mantel”, dentro del mismo paquete VEGAN (Oksanen

et al., 2017). Este análisis ha sido principalmente utilizado para determinar el grado de relación de la vegetación aérea y el banco de semillas y la pertinencia de usarlo como predictor de la comunidad que se puede desarrollar a futuro (Abella *et al.*, 2013; Olano *et al.*, 2005). En este trabajo se busca esto mismo, pero modificando el banco de semillas por un banco de plántulas y juveniles.

Todos los análisis, antes mencionados, fueron realizados en el software libre R, versión 3.4.1 (R Core Team, 2017).

5. RESULTADOS

5.1 Descripción general de la vegetación del área de estudio

Un total de 21 familias, 42 géneros y 57 especies diferentes fueron registrados (Cuadro 2). De ellos, 25 géneros y 29 especies corresponden a arbustos, destacando por su abundancia especies como *Dodonaea viscosa*, *Rhus aromatica* y *Stillingia zelayensis*, mientras que 17 géneros y 28 especies se identificaron como árboles, donde se puede mencionar a *Acacia* sp. (género *Vachellia*, Anexo 2), *Rhus pachyrrhachis*, *Eysenhardtia polystachya*, *Acacia farnesiana* y *Litsea schaffneri*, como aquellas con mayor abundancia.

Cuadro 2. Familias más importantes con base en el número de especies registradas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.

Familia	Número de géneros	Número de especies
Fabaceae	10	13
Fagaceae	1	7
Asteraceae	4	6
Euphorbiaceae	2	3
Rosaceae	3	3
Solanaceae	2	3

De acuerdo con el estimador de riqueza Jackknife 2 (60 especies), se alcanzó un porcentaje de colecta del 95 % de la totalidad potencial de especies presentes (Figura 4).

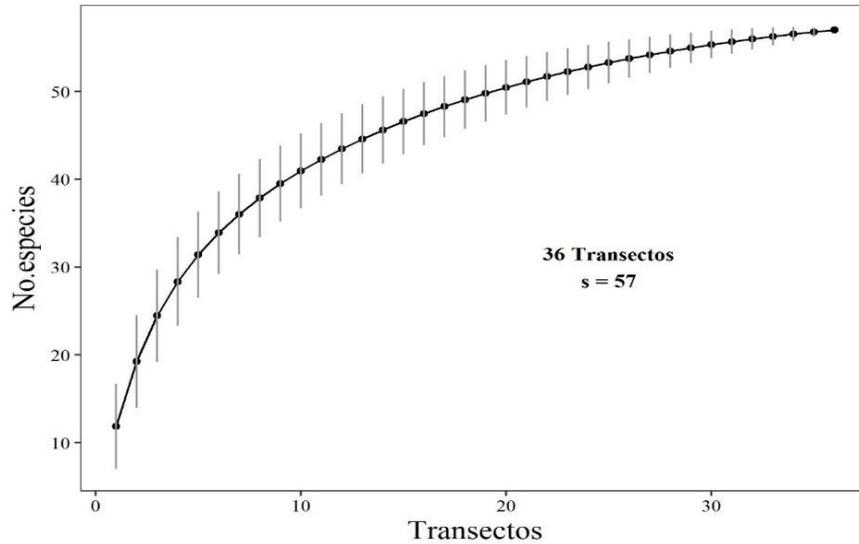


Figura 4. Curva de rarefacción para acumulación de especies de árboles y arbustos en 36 transectos muestreados en la localidad de “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez. Se emplearon un total de 100 permutaciones. Líneas grises verticales muestran desviación estándar.

5.2 Diferencias entre las comunidades vegetales

5.2.1 Separación de diferentes comunidades vegetales

En base a su composición florística, los sitios muestreados se separan en la ordenación multivariada NMDS en tres grupos diferentes: la primera de ellas correspondiente a una comunidad propia de un matorral secundario (dominado por géneros como *Acacia*, *Dodonaea*, *Mimosa*, nombre de la comunidad que recibe de acuerdo con la clasificación de Rzedowski, 1961), la segunda, dominada por el género *Quercus*, característico de un bosque de encino, y la última, como una mezcla de ambas comunidades (transición; Figura 5a). De aquí en adelante, se usará los siguientes nombres para diferenciar las tres comunidades: matorral secundario (Rzedowski, 1961), bosque de encino y transición.

De acuerdo con esta ordenación, ninguno de los sitios de matorral secundario se muestra cercano a los sitios de bosque de encino, resaltando su poca similitud en cuanto a

composición, mientras que los sitios de transición se mantienen cercanos a la comunidad de bosque y a la de matorral.

Asimismo, el análisis PERMANOVA confirma una divergencia estadísticamente significativa entre las tres comunidades vegetales ($p < 0.05$, $F = 6.67$, $r^2 = 0.28$) y este factor de agrupación explica un 28 % de la variación total en la composición florística registrada.

Por otro lado, el dendrograma obtenido del análisis de clúster muestra una agrupación similar a lo expresado por la ordenación NMDS (Figura 5b). Sin embargo, en este análisis los sitios denominados transición, no se separan como una comunidad aparte y se encuentran mayormente dentro del clúster de bosque de encino. Con ello se sugiere una mayor similitud entre la comunidad transición y el bosque de encino, que con la correspondiente al matorral secundario. Esta aseveración también es comprobada con los índices de similitud de Sørensen (Cuadro 4).

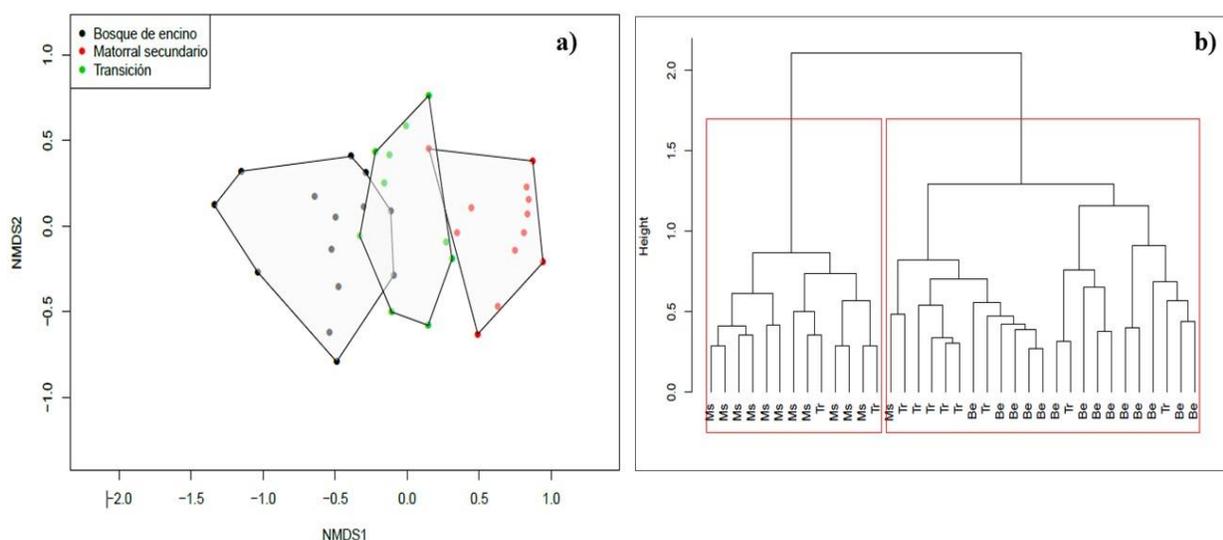


Figura 5. a) Análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la similitud de las comunidades de plantas, registradas en 36 transectos (14 de ellos pertenecientes a bosque, 12 a matorral secundario y 10 a comunidad transición) dentro de la localidad “El Pinal”, $stress = 0.19$, $k = 2$ (Cada uno de puntos, triángulos y cruces hacen referencia a un transecto individual). **b)** Análisis de Clúster basado en la composición de especies, encerrando en recuadros rojos los dos clúster principales. Bosque de encino (Be), Matorral secundario (Ms), Comunidad transición (Tr).

5.2.2 Descripción de las comunidades vegetales

Además de las diferencias en composición florística, las comunidades vegetales se diferencian en otras variables (Cuadro 3). Altura y cobertura del dosel, así como la cobertura del suelo, muestran diferencias contrastantes entre el bosque de encino y el matorral secundario, mientras que la comunidad transición presenta una clara similitud con el bosque de encino (Cuadro 3). Por otro lado, la altitud y la orientación fueron de las únicas variables que no mostraron diferencias importantes entre las tres comunidades.

Cuadro 3. Características principales de topografía, vegetación y de disturbio identificadas en cada una de las comunidades vegetales detectadas dentro de la localidad “El Pinal”, en Sierra de Álvarez. Se muestran las medias \pm desviación estándar.

	Comunidad vegetal		
	Bosque de encino	Matorral secundario	Transición
Topografía			
Altitud (m s.n.m)	1,798.3 \pm 46.93 NS	1,789.0 \pm 30.53 NS	1,773 \pm 39.99 NS
Pendiente (°)	23.57 \pm 10.25 a	13.36 \pm 6.44 b	16.56 \pm 7.67 b
Orientación	Norte-Noroeste	Noroeste	Noroeste
Estructura de la vegetación			
Cobertura de dosel (%)	0.72 \pm 0.12 a	0.38 \pm 0.21 b	0.64 \pm 0.16 a
Altura promedio de dosel (m)	8.27 \pm 3.76 a	3.37 \pm 1.56 b	5.27 \pm 2.27 c
Densidad de árboles (ha ⁻¹)	905 \pm 293.7	1,110 \pm 550.6	1,520 \pm 1,285.5
Densidad de arbustos (ha ⁻¹)	1,528.5 \pm 976.5	1,506.6 \pm 1257.6	2,236 \pm 1,251.1
Cobertura de suelo			
Biomasa seca de mantillo (g m ⁻²)	1,869.18 \pm 724.01 a	97.22 \pm 168.55 b	1,251.49 \pm 436.09 c
% de suelo desnudo	3.54 \pm 5.29 a	11.79 \pm 11.21 b	3.26 \pm 4.80 a
Disturbio			
Intensidad *	Baja	Severa	Moderada
Número de heces	1.57 \pm 1.50 a	10.33 \pm 7.36 b	5.0 \pm 4.80 c
Manejo y uso de suelo	▪ Transito ocasional del ganado	▪ Legado del establecimiento y uso de parcelas de cultivo ▪ Transito constante, alimentación, descanso del ganado	▪ Transito frecuente, alimentación y descanso del ganado

^a Medias seguidas por letras no compartidas reflejan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre comunidades vegetales, determinadas a través de coeficientes relativos significativos obtenidos de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución de error Poisson (datos de conteo) y para otros datos, modelos lineales mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio) y modelos de regresión lineal. NS, indica diferencias no significativas ($p > 0.05$) entre comunidades.

* Categoría asignada considerando la cantidad de heces, el número de senderos de ganado, así como el historial de uso del suelo.

5.2.2.1 Composición y estructura vegetal

El matorral secundario muestra bajos valores en diversidad y riqueza, en comparación con las dos comunidades restantes (Cuadro 4).

Cuadro 4. Media \pm desviación estándar de índices de diversidad de las tres comunidades vegetales detectadas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.

Comunidad vegetal	Riqueza de especies *	Índice de Shannon (H')*	B-diversidad**
Bosque de encino	14.5 \pm 2.84 a	1.94 \pm 0.26 a	-
Matorral secundario	9.7 \pm 4.04 b	1.53 \pm 0.56 b	0.32
Transición	18.7 \pm 5.52 c	2.04 \pm 0.48 a	0.52

* Indica diferencias significativas ($p < 0.05$, g.l.=28) entre comunidades vegetales determinadas a través de GLM (distribución de Poisson) para la riqueza y modelos de regresión lineal para el índice de Shannon ($p < 0.05$, $F=4.23$, g.l.=33). Letras no compartidas indican diferencias significativas entre grupos determinados a través de los coeficientes relativos estimados por los modelos

** Índice de Sørensen, con respecto al bosque de encino como control.

El alto grado de homogeneidad obtenido por el análisis PERMDISP ($p > 0.05$, $F=2.15$) entre los transectos perteneciendo a una misma comunidad, es también reflejado por la dominancia de las especies más abundantes en cada una de las comunidades (Figura 6). En el bosque de encino, por ejemplo, especies como *Rhus aromatica*, *Crataegus rosei*, *Ageratina* sp. y *Quercus polymorpha*, aparecen como las especies de mayor abundancia relativa, mientras que, en la comunidad de matorral secundario, es clara la influencia de las especies *Acacia* sp., *Mimosa aculeaticarpa* y *Dodonaea viscosa*, que cobran gran relevancia dentro de esta comunidad, así como en las principales especies que contribuyen en la diferenciación entre las comunidades (Cuadro 5).

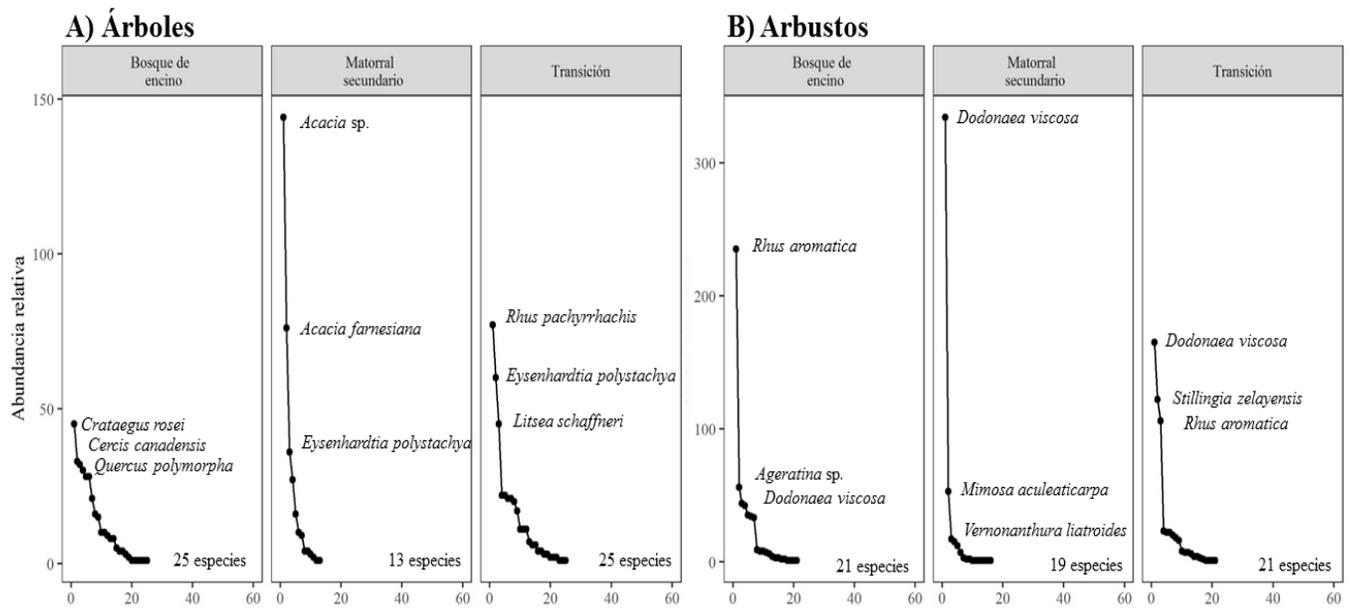


Figura 6. Curvas Rango-Abundancia de las diferentes comunidades vegetales reportadas en la localidad “El Pinal”. En el gráfico se muestran las tres especies más abundantes, divididas por forma de vida.

Las especies que caracterizan a cada comunidad y que influyen de manera importante en su estructura, son diferentes entre las comunidades. Mientras que en el bosque de encino especies como *Q. affinis*, *Q. laeta* y *Q. polymorpha* mantienen los valores más altos de IVI, ninguna de estas especies aparece como principal dentro del matorral secundario o de la comunidad transición. Por otro lado, las especies *Dodonaea viscosa* y *Rhus aromatica* tienen una gran relevancia para las tres comunidades, teniendo una alta abundancia relativa (Figura 6) e IVI, sin importar la comunidad de la que se trate (Cuadro 5).

Cuadro 5. Listado de las especies con valores del Índice de Valor de Importancia (IVI) más altos de acuerdo a las comunidades vegetales registradas en la localidad “El Pinal”, dentro de Sierra de Álvarez.

Comunidad vegetal					
Bosque de encino		Matorral secundario		Transición	
	IVI		IVI		IVI
<i>Rhus aromatica</i>	43.46	<i>Acacia</i> sp.	68.63	<i>Rhus aromatica</i>	29.32
<i>Quercus affinis</i>	35.30	<i>Dodonaea viscosa</i>	64.35	<i>Dodonaea viscosa</i>	26.72
<i>Quercus polymorpha</i>	30.96	<i>Acacia farnesiana</i>	45.44	<i>Rhus pachyrrhachis</i>	22.08
<i>Quercus laeta</i>	24.88	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	15.53	<i>Stillingia zelayensis</i>	19.23
<i>Ageratina</i> sp.	12.86	<i>Opuntia tomentosa</i>	14.46	<i>Quercus laeta</i>	14.56

Asimismo, las tres comunidades comparten un alto número de especies menos abundantes y mantienen pocas especies exclusivas (Figura 7). De entre estas especies únicas se pueden mencionar, por ejemplo, *Q. obtusata*, *Q. resinosa*, *Buddleja cordata*, *Cornus excelsa*, *Vernonanthura liatroides* y *Berberis gracilis* para la comunidad del bosque. Mientras que, *Opuntia lasiacantha*, *Prunus rhamnoides*, *Desmodium orbiculare*, *Painteria elachistophylla* y *Croton cortesianus* muestran preferencia por la comunidad transición y matorral secundario.

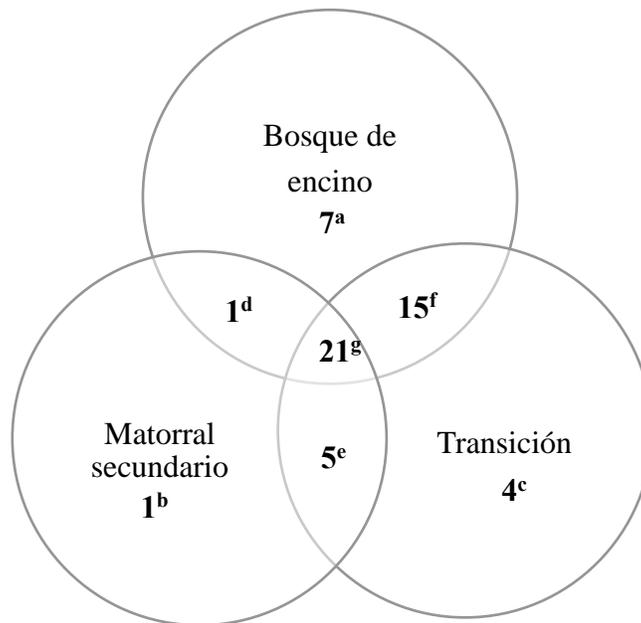


Figura 7. Diagrama de Venn con el número de especies únicas y compartidas entre las tres comunidades vegetales registradas dentro de la comunidad “El Pinal”. La lista de las especies se encuentra en Anexo 3 (Cuadros a-g), las letras indican el cuadro donde se muestran las especies a las que se hace referencia en la gráfica ^{a-g}.

De acuerdo con el análisis SIMPER, especies como *Acacia* sp., *Rhus aromatica* y *Quercus laeta*, fueron especies que contribuyen de manera significativa ($p < 0.05$) en la divergencia entre las tres comunidades detectadas por el análisis NMDS, siendo estas tres las que aparecen como las de mayor contribución tanto para diferenciar bosque de encino de matorral, como comunidad transición de matorral (Cuadro 6).

En el caso de la diferenciación entre bosque y matorral secundario, las cuales son las comunidades más contrastantes, las especies más abundantes contribuyeron con casi el 40 % (*Acacia* sp., *Rhus aromatica*, *Dodonaea viscosa*, *Acacia farnesiana*, *Mimosa aculeaticarpa*, *Ageratina* sp. y *Crataegus rosei*), mientras que la contribución de una sola especie se mantiene más bajo (por ejemplo *Q. laeta* con 3.9 %), lo que sugiere que la abundancia de un grupo de especies, más que la presencia/ausencia de especies particulares fueron las responsables del patrón de separación observado. Esto a su vez explica, porque ambas

comunidades llegan a tener composiciones y estructuras tan contrastantes, y a su vez, mantener pocas especies únicas o particulares (Figura 7).

Cuadro 6. Análisis SIMPER con las especies que contribuyen de manera significativa a la diferenciación entre cada par de comunidades vegetales ($p < 0.05$), ordenadas de acuerdo a su porcentaje de contribución.

Bosque de encino – Matorral secundario	Porcentaje de contribución *	Matorral secundario – Transición	Porcentaje de contribución *	Bosque de encino – Transición	Porcentaje de contribución *
<i>Acacia</i> sp.	8.0 (Ms)	<i>Acacia</i> sp.	5.9 (Ms)	<i>Karwinskia mollis</i>	2.1 (Tr)
<i>Rhus aromatica</i>	6.0 (Be)	<i>Rhus aromatica</i>	5.8 (Tr)	<i>Quercus</i> sp.	0.7 (Tr)
<i>Dodonaea viscosa</i>	5.8 (Ms)	<i>Rhus pachyrrhachis</i>	4.2 (Tr)		
<i>Acacia farnesiana</i>	5.2 (Ms)	<i>Quercus laeta</i>	4.0 (Tr)		
<i>Quercus laeta</i>	3.9 (Be)	<i>Lysiloma acapulcense</i>	3.2 (Tr)		
<i>Quercus affinis</i>	3.9 (Be)	<i>Opuntia tomentosa</i>	2.6 (Tr)		
<i>Mimosa aculeaticarpa</i>	3.7 (Ms)	<i>Amelanchier denticulata</i>	2.1 (Tr)		
<i>Ageratina</i> sp.	3.6 (Be)	<i>Karwinskia mollis</i>	2.0 (Tr)		
<i>Crataegus rosei</i>	3.3 (Be)	<i>Painteria elachistophylla</i>	1.8 (Tr)		
<i>Ageratina areolaris</i>	3.2 (Be)	<i>Baccharis serratifolia</i>	0.7 (Tr)		
<i>Quercus polymorpha</i>	3.1 (Be)	<i>Agave</i> sp.	0.3 (Tr)		
<i>Juniperus flaccida</i>	3.0 (Ms)	<i>Croton ciliatoglandulifer</i>	0.3 (Tr)		
<i>Vernonanthura liatroides</i>	2.0 (Be)				
<i>Quercus obtusata</i>	1.2 (Be)				

*Se utilizaron datos de abundancia transformados con raíz cuarta. Entre paréntesis aparece la abreviatura que hace referencia a la comunidad donde mostro mayor abundancia, bosque de encino (Be), matorral secundario (Ms) y comunidad transición (Tr)

5.2.2.2 Cobertura de suelo

La disimilitud en cobertura del suelo difiere significativamente entre las tres comunidades vegetales (PERMANOVA, $p < 0.05$, $F = 8.29$).

De acuerdo a los modelos lineales mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio), el matorral secundario tiene significativamente mayor ($p < 0.05$) cobertura de herbáceas, de gramíneas y suelo desnudo, comparado con el bosque y los sitios de transición. Caso contrario ocurre con la cobertura de mantillo, la cual es significativamente reducida en matorral secundario ($p < 0.05$; Figura 8).

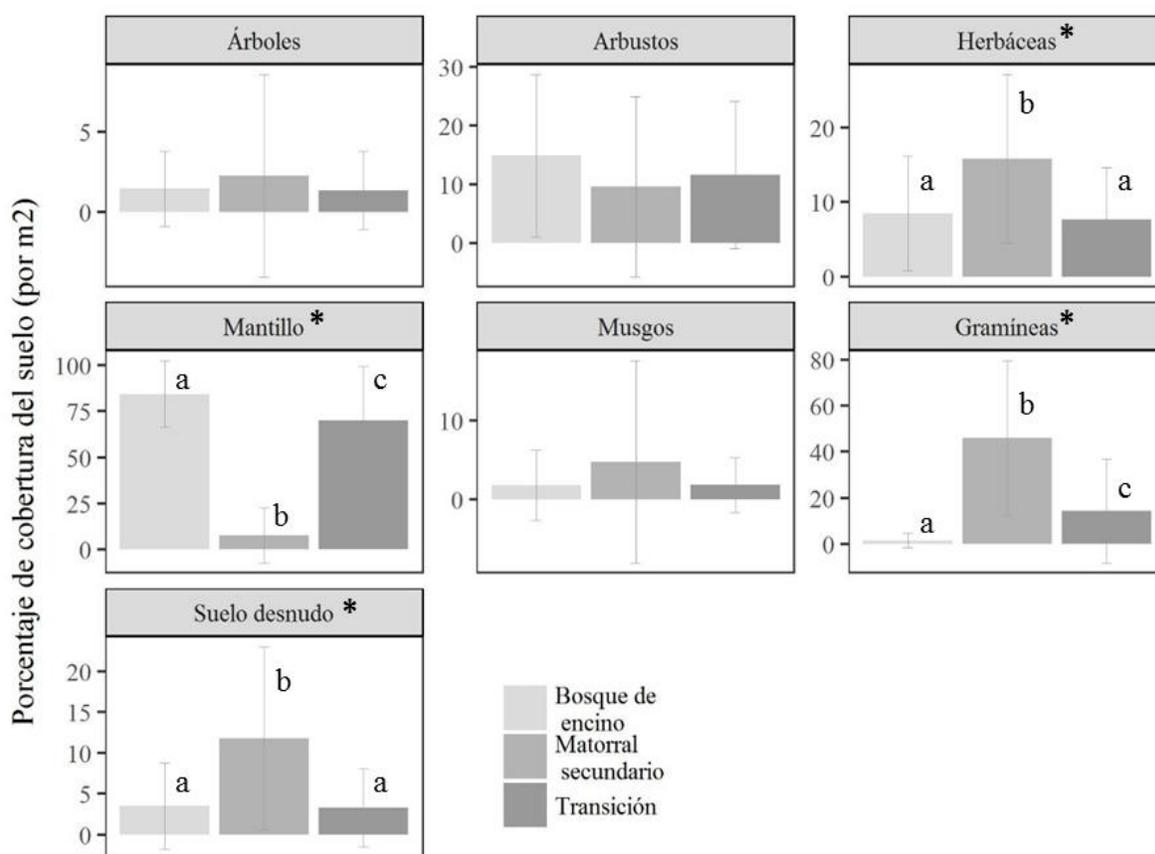


Figura 8. Media \pm desviación estándar del porcentaje de cobertura de suelo en cada comunidad vegetal, reportada en la localidad “El Pinal”. *Indica diferencias significativas ($p < 0.05$), en modelos de efectos mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio). Barras que no comparten letras son significativamente diferentes (determinados a través de los valores de los coeficientes estimados por los modelos).

A través de una ordenación NMDS basada en cobertura vegetal del suelo, se obtuvo un patrón similar de separación entre comunidades, al reportado anteriormente (Figura 5). Asimismo, en este ordenamiento se confirma una mayor afinidad de gramíneas y musgos en el matorral secundario. Por otro lado, a pesar de que árboles y arbustos cuentan con una baja representación dentro de las tres comunidades y no mostraron diferencias significativas dentro de los modelos lineales mixtos (con transecto como efecto aleatorio; Figura 8), estos asumen un papel relevante en el bosque de encino, centrándose casi exclusivamente en esta comunidad (Figura 9).

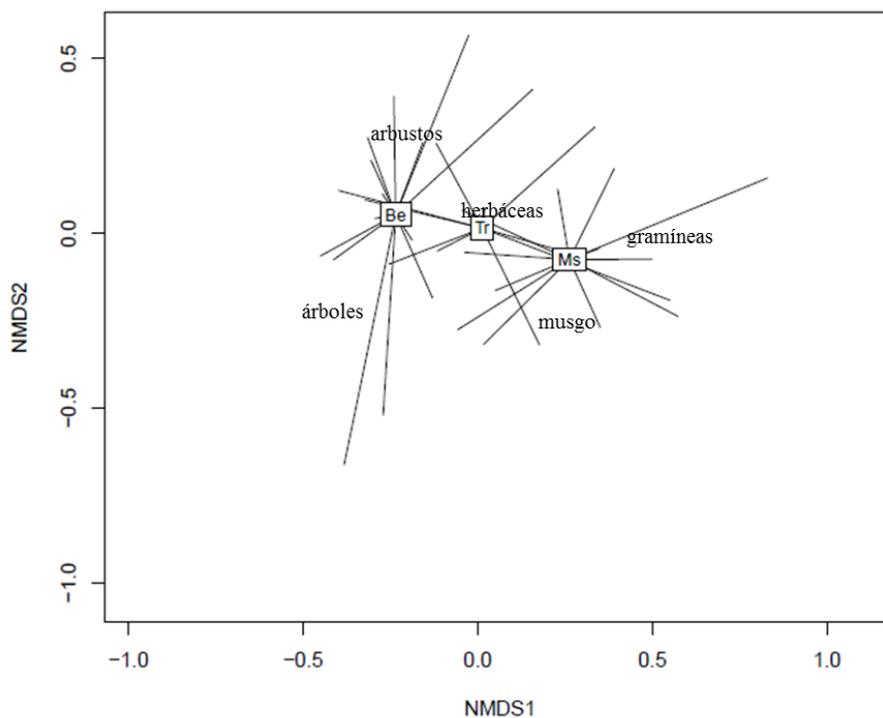


Figura 9. Ordenación NMDS de similitud basado en la cobertura (por m²) de distintas formas de vida. Recuadros blancos con números hace referencia a centroides de Bosque de encino (Be), Matorral secundario (Ms), Comunidad transición (Tr), (stress=0.16, k=2). Las etiquetas que indican la comunidad vegetal se trazan en los centroides de cada grupo y las líneas que salen de él se dirigen a los transectos individuales (punto indicativo de su ubicación se omiten en el gráfico).

5.2.2.3 Fertilidad y estructura del suelo

El contenido de nitrógeno y de fósforo total (modelo de regresión lineal, $p > 0.05$, $F = 2.62$, g.l.=33 y $F = 1.24$, g.l.=33, respectivamente), así como la textura del suelo (PERMANOVA, $p > 0.05$, $F = 2.4181$) es similar en las tres comunidades vegetales.

La comunidad transición muestra una composición vegetal compartida con las otras dos comunidades (Figura 5). Este mismo patrón es observado con algunas variables edáficas (Figura 10). Por ejemplo, densidad aparente y resistencia a la penetración, las cuales son variables indicativas de compactación del suelo, mostraron valores significativamente más elevados tanto en matorral secundario, como en la comunidad transición (modelos lineales mixtos con efectos con transecto y transecto anidado al parche como efecto aleatorio, $p < 0.05$), ambas comunidades se encuentran en sitios donde el pastoreo del ganado es frecuente o constante. Sin embargo, en otras variables como carbono orgánico y pH del suelo, la comunidad transición, tiene mayor similitud con el bosque de encino, misma situación que se obtiene al comparar el porcentaje de arcilla en el suelo (Figura 10).

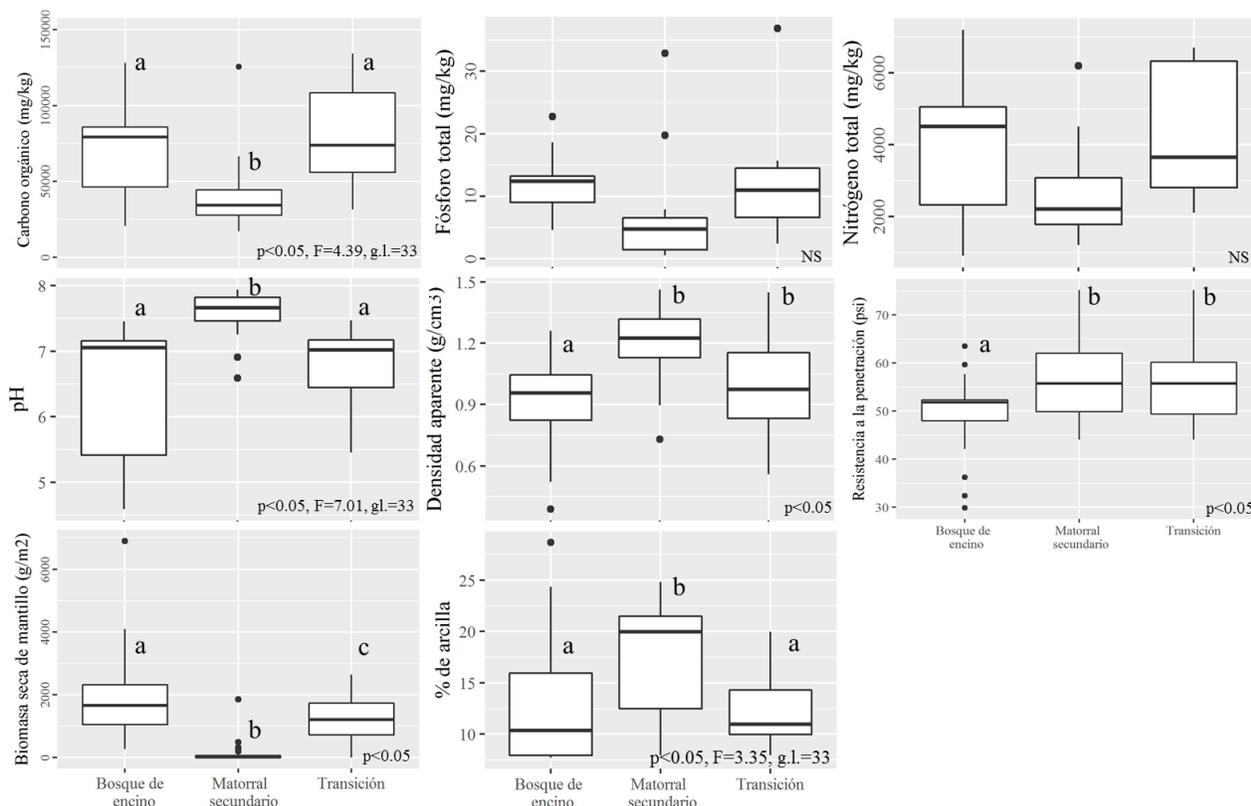


Figura 10. Grafica de cajas de variables edáficas en las tres comunidades vegetales identificadas en la localidad “El Pinal” (La caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, la línea dentro de la caja es la mediana y los bigotes se extienden entre los valores máximos y mínimos, lo que da una medida de dispersión en los datos). Letras no compartidas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre comunidades, determinadas a través de los valores de los coeficientes relativos estimados por los modelos lineales mixtos (con transecto o transecto anidado al parche como efecto aleatorio) y modelos de regresión lineal. NS indica diferencias no significativas ($p > 0.05$) entre comunidades.

5.3 Relación de las variables topográficas, edáficas, de estructura de vegetación y de disturbio con las tres diferentes comunidades

Para identificar las variables que más contribuyen a la observada diferencia en composición de especies, se ajustaron variables de disturbio, edáficas, topográficas y de estructura de vegetación en la ordenación previamente obtenida por el análisis NMDS.

Número de heces y densidad aparente fueron de las variables de disturbio que más correlacionaron con la ordenación NMDS que agrupa los transectos en las tres comunidades vegetales (Figura 5). Ambas variables se encuentran relacionadas directamente con la actividad ganadera (Belsky y Blumenthal, 1997; López-Sánchez *et al.*, 2014; Cuadro 7).

Otras variables como altura y cobertura de dosel (variables de estructura de vegetación), pH del suelo, carbono orgánico, fósforo total (variables edáficas), así como altitud y pendiente del sitio (variables topográficas) también correlacionaron de manera importante con los ejes de ordenación del NMDS (Cuadro 7).

Sin embargo, de estas variables, exclusivamente número de heces, densidad aparente, pH del suelo, altura y cobertura de dosel, así como pendiente del sitio se relacionan mayormente con el primer eje de ordenación (NMDS1), sobre el cual se observa la diferenciación (horizontal) de las comunidades. Caso contrario lo presentan altitud, carbono y fósforo total en el suelo, las cuales se alinean a lo largo del segundo eje (NMDS2; Cuadro 7).

Cuadro 7. Resultados del ajuste de las variables explicativas al ordenamiento NMDS (Figura 5), el cual agrupa los transectos en diferentes comunidades vegetales

Variable	NMDS1	NMDS2	r ²	p
<i>Disturbio</i>				
Densidad aparente	0.85193	-0.52366	0.403	0.001 *
Cantidad de heces	0.77482	0.63218	0.270	0.013 *
Resistencia a la penetración	0.66650	0.74550	0.167	0.072 ^{NS}
Cantidad de senderos	0.26589	0.96400	0.074	0.332 ^{NS}
<i>Edáficas</i>				
pH	0.98469	0.17430	0.514	0.001 *
Fósforo total	-0.30158	-0.95344	0.281	0.014 *
Carbono orgánico	-0.58055	0.81423	0.217	0.031 *
Nitrógeno total	-0.67026	0.74213	0.128	0.142 ^{NS}
Arena	0.01573	-0.99988	0.184	0.060 ^{NS}
Arcilla	0.92620	0.37702	0.065	0.361 ^{NS}
Limo	-0.99855	-0.05377	0.004	0.942 ^{NS}
<i>Topografía</i>				
Pendiente	-0.79135	-0.61137	0.434	0.002 *
Altitud	-0.07715	-0.99702	0.307	0.011 *
<i>Estructura de vegetación</i>				
Altura de dosel	-0.90121	-0.43338	0.574	0.001 *
Cobertura de dosel	-0.94199	0.33563	0.477	0.001 *

*Correlación significativa

^{NS} Correlación no significativa

De acuerdo con el gráfico que se obtiene del ajuste de las variables explicativas a la ordenación NMDS, previamente mencionado, (Figura 11) se predicen valores más altos de número de heces, densidad aparente y pH del suelo, dentro del matorral secundario, y un

incremento en la altura y cobertura de dosel, así como de la pendiente en transectos del bosque de encino.

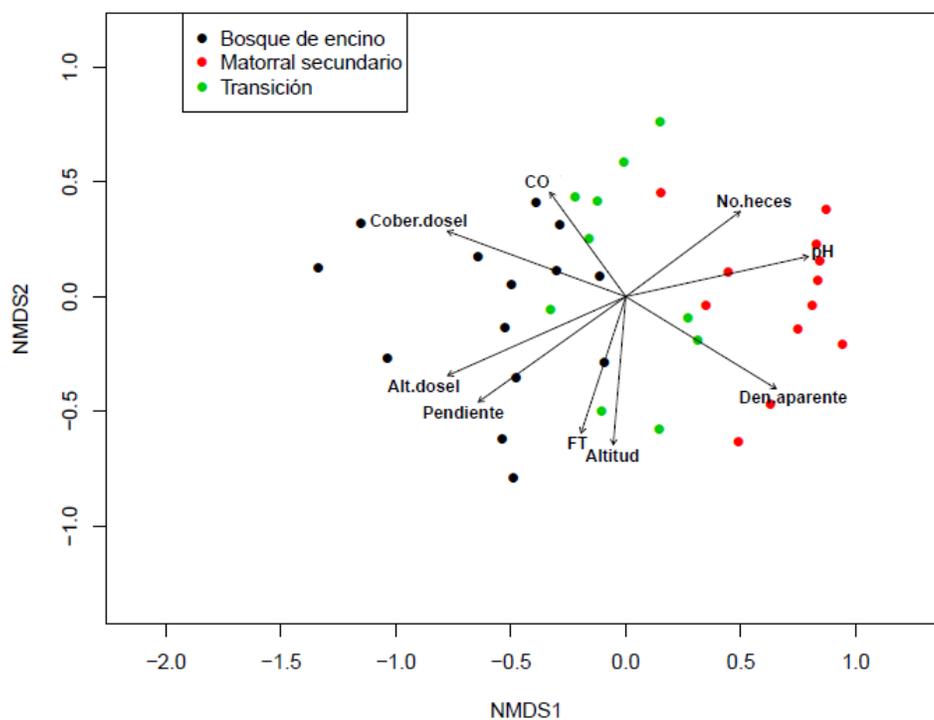


Figura 11. Ordenamiento de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la similitud de las comunidades de plantas asociado con las variables explicativas significativas ($p < 0.05$). Altitud (metros sobre el nivel del mar.), FT (fósforo total), CO (carbono orgánico), Pendiente (Pendiente del sitio), Alt.dosel (altura promedio de dosel), Cober.dosel (cobertura de dosel), No.heces (número de heces), Den.aparente (densidad aparente del suelo), pH (potencial de hidrógeno del suelo).

De manera complementaria, el método de partición de varianza, ajustado con las variables que fueron significativas dentro de la ordenación (Cuadro 7), muestra que las variables ambientales, es decir aquellas relacionadas con topografía y edáficas (altitud, carbono orgánico, fósforo total y pH del suelo) explican un 19.26 % de la variación total, mientras que las variables de disturbio (número de heces y densidad aparente) pueden explicar 14.46 % de variabilidad en composición de especies.

5.4 Estabilidad de las comunidades vegetales

Las matrices de disimilitud del banco de plántulas y juveniles y la comunidad de adultas, muestra una correlación altamente significativa ($r_{\text{mantel}}=0.58$, $p<0.05$) en términos de abundancia y composición. Aunado a ello, y cómo es posible observar en las curvas de rango-abundancia, tanto la comunidad de adultas (Figura 6) como de plántulas y juveniles (Figura 12), tienen especies dominantes en común.

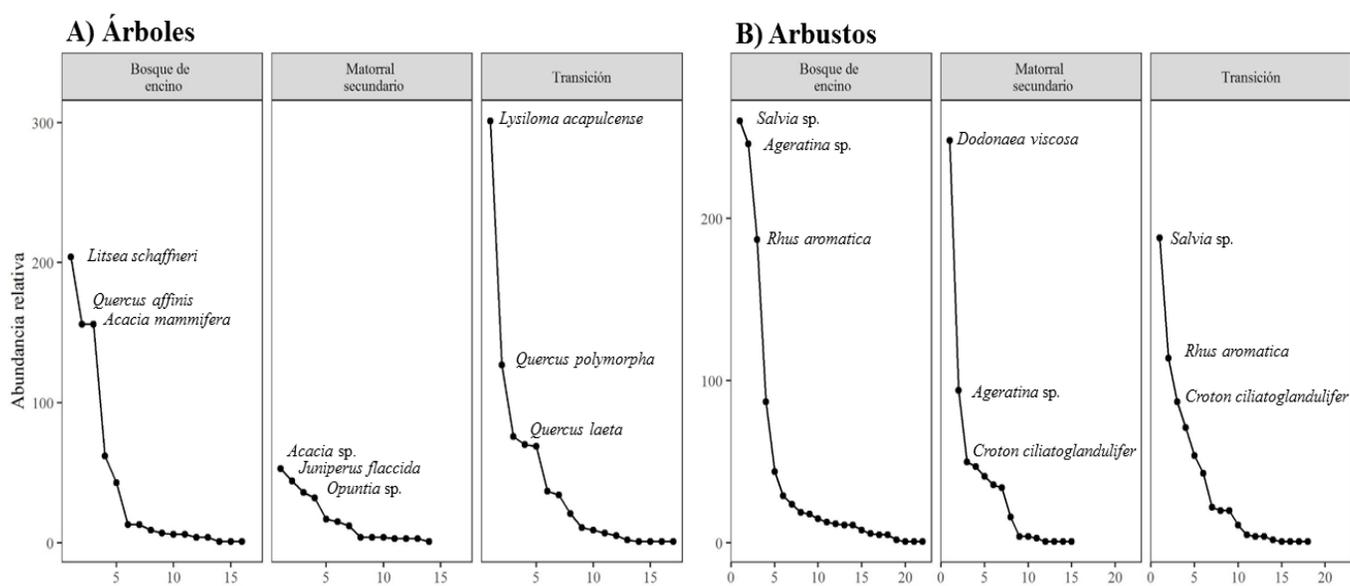


Figura 12. Curvas Rango-Abundancia de banco de plántulas y juveniles de las diferentes comunidades vegetales, reportadas dentro de la localidad “El Pinal”, en Sierra de Álvarez. Se muestran los nombres de las tres especies más abundantes, divididas por forma de vida.

Es importante mencionar que dentro de la comunidad transición se encontró la mayor abundancia de plántulas de especies que caracterizan tanto el bosque de encino (*Quercus* spp.) como matorral secundario (*Acacia* spp.; Cuadro 8). Por lo que, el banco de plántulas y juveniles de la comunidad transición mantiene la “mezcla” de ambas comunidades

Cuadro 8. Media \pm desviación estándar de densidad de plántulas y juveniles por hectárea perteneciendo al género *Quercus* y *Acacia*, que fueron reportadas en la localidad “El Pinal”.

Comunidad vegetal	Plántulas y juveniles (ha ⁻¹)	
	<i>Quercus</i> spp.	<i>Acacia</i> spp.*
Bosque de encino	2,619.04 \pm 2,591.0	514.28 \pm 1,112.9
Matorral secundario	278.78 \pm 323.6	1,236.36 \pm 1,075.1
Transición	3,200 \pm 3,001.8	2,040 \pm 3,760.7

*No se incluye a *Acacia mammifera* debido a su poca relevancia y abundancia dentro del matorral secundario.

Un patrón similar de diferenciación al de las comunidades de adultos fue obtenido en el banco de plántulas y juveniles (Figura 13), donde se observa una separación de la composición florística en tres comunidades significativamente diferentes (PERMANOVA, $p < 0.05$, $F = 5.15$, $r^2 = 0.24$). De acuerdo con el análisis NMDS, se puede observar un mayor solapamiento entre los transectos del bosque de encino y los de la transición, a diferencia de la ordenación obtenida a partir de adultos (Figura 5), no obstante, en este caso, el aislamiento del matorral secundario se vuelve más evidente (Figura 13).

En comparación con el NMDS con especies adultos, las variables edáficas (pH, carbono orgánico, fósforo total, nitrógeno total, limo y arcilla) cobraron mayor relevancia para la ordenación en la matriz de juveniles, obteniendo una correlación altamente significativa con la ordenación ($p < 0.05$, $r^2 = 0.21, 0.31, 0.40, 0.36, 0.21, 0.45$ respectivamente; Figura 13). Por otro lado, de las variables de disturbio, únicamente densidad aparente fue relevante ($p < 0.05$, $r^2 = 0.55$) para el patrón de agrupamiento observado en el NMDS, no obstante, la fuerza de tal correlación es superior a la que se expresa para los adultos (Cuadro 7).

Los vectores que corresponden a densidad aparente, arcilla y de pH se mantienen cercanos a los sitios de matorral secundario, esperando valores mayores de tales variables en estos sitios, mientras que el resto de las variables (altura y cobertura de dosel, limo, carbono, nitrógeno y fósforo total), mantienen un gradiente dirigido hacia el bosque de encino.

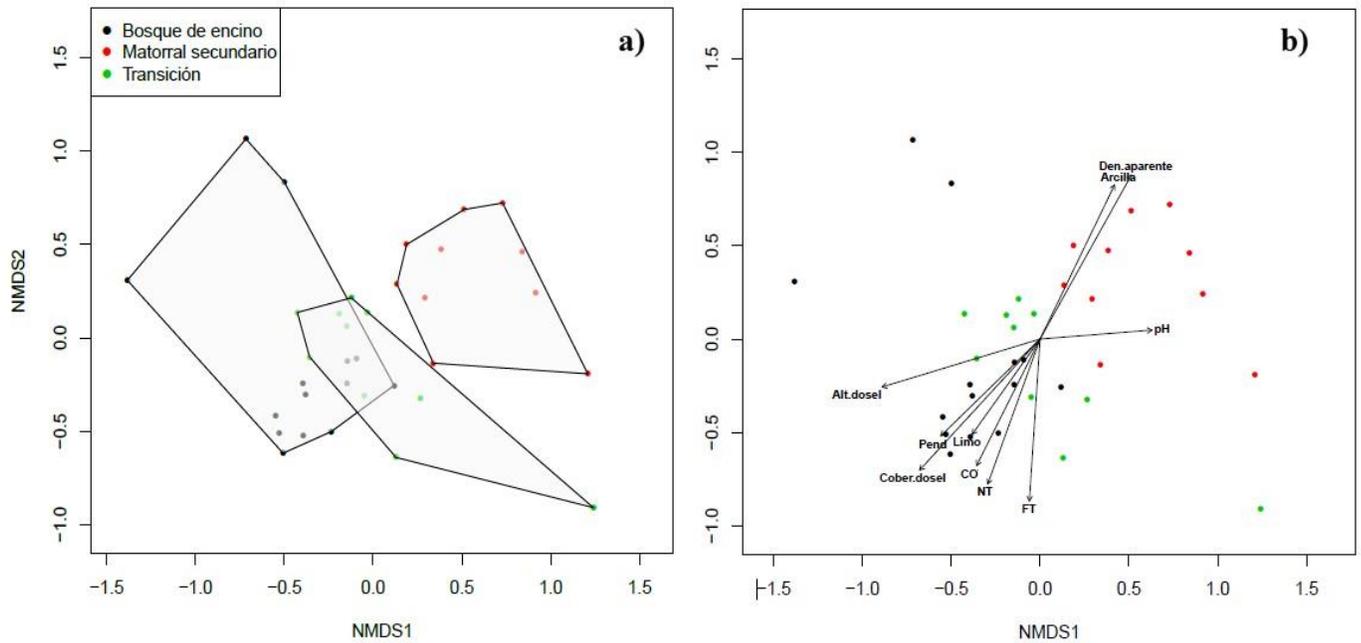


Figura 13. **a)** Ordenamiento de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de similitud del banco de plántulas y juveniles (stress=0.16, k=2), **b)** NMDS asociado con las variables explicativas significativas ($p < 0.05$). FT (fósforo total), CO (carbono orgánico), NT (nitrógeno total), Pend (Pendiente del sitio), Alt.dosel (altura promedio de dosel), Cober.dosel (cobertura de dosel), Den.aparente (densidad aparente del suelo), pH (potencial de hidrógeno del suelo), Limo y Arcilla (referente a textura de suelo).

6. DISCUSIÓN

6.1 Diferencias entre las comunidades vegetales

Los resultados muestran una clara **distinción de tres comunidades** vegetales diferentes: bosque de encino, matorral secundario y una comunidad mezcla de ambas (transición), con diferencias significativas en fertilidad y estructura del suelo, así como en la cobertura que mantienen en el mismo.

El bosque de **encino**, como era de esperar, se encuentra dominado por el género *Quercus*, además de otros árboles como *Crataegus rosei*, *Cercis canadensis*, mientras que en arbustos destacan por su abundancia *Rhus aromatica*, *Ageratina* sp., *Dodonaea viscosa*. Su composición ha sido reportada ampliamente como propia de bosques de encino de San Luis Potosí (Castillo-Lara, 2007; Garcia-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011; Rzedowski, 1961; Sánchez *et al.*, 1999). Dentro de las especies con valor de importancia más elevado, destaca *Q. affinis*, la cual se considera una especie tardía, dentro del proceso de sucesión. También fueron registradas *Q. obtusata*, clasificada como especie intermedia y *Q. laeta*, como especie pionera (Castillo-Lara, 2007; Flores-Cano, 2007).

En cuanto al **banco de plántulas** y juveniles, este se encuentra dominado por *Q. affinis*, ratificando su dominancia e importancia dentro de la fisonomía de la comunidad, además de *Litsea schaffneri*, *Acacia mammifera* y las especies de arbustos mencionadas previamente. De acuerdo con la literatura y las entrevistas realizadas a los propietarios del área, todas estas especies, a excepción de *Dodonaea viscosa* se categorizan como palatables; el ganado consume la semilla, el follaje y los renuevos (Garcia-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011; Luna-Jose *et al.*, 2003; Martínez y Díaz de Salas *et al.*, 2017).

En los sitios muestreados, el bosque de encino muestra una distribución más equitativa de abundancias, lo que también puede verse reflejado en una mayor diversidad. El bosque de encino cuenta con mayor cantidad de mantillo, característica destacable por los rasgos propios de los encinos, los cuales son latifoliados y semi-caducifolios (Köhler *et al.*, 2006). El abundante mantillo, en combinación con una alta cobertura del dosel ($72 \pm 12\%$), reduce la luz a nivel de suelo y dificulta así la colonización de gramíneas y herbáceas

heliófilas (Rzedowski, 1961), lo que explica la menor cobertura de ambas en el bosque de encino.

Del otro extremo del espectro, se encuentra la comunidad con menor riqueza y diversidad, que mantiene una composición típica de un **matorral secundario** (Rzedowski, 2006, 1961; Sánchez *et al.*, 1999). Se encuentra dominada por *Acacia* (*A. farnesiana*, *A. pennatula*), *Dodonaea viscosa*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Eysenhardtia polystachya*, todas categorizadas como especies indicadoras de disturbio, altamente dominantes y algunas de ellas, “pioneras” de vida larga (especies capaces de establecerse bajo un estrato arbóreo, pero que requieren la apertura de claros para crecer; Andrade *et al.*, 2007; Calderón *et al.*, 2005; Ramos-Palacios *et al.*, 2012). Su exitoso establecimiento se muestra asociado a su capacidad de soportar sequías, tolerar la compactación del suelo y poca fertilidad en el mismo, facilidad de dispersión (bovinocoria o anemocoria), defensas contra el ramoneo del ganado (espinas), además, algunas de ellas, como es el caso de *Acacia pennatula* y *Dodonaea viscosa*, tienen efectos alelopáticos, lo cual les permite competir eficientemente, disminuyendo el crecimiento de las plantas que crecen bajo su dosel (Flores-Cano, 2007; Peguero-Gutiérrez, 2012).

A diferencia de lo publicado por Sánchez *et al.* (1999), los cuales reportan una baja abundancia de estas especies en el área de estudio, en este trabajo se encontraron parches completamente dominados por ellas. De acuerdo a las entrevistas realizadas, esta asociación vegetal se estableció y ha dominado el área por alrededor de 34 años, sin cambios aparentes en su composición, situación que podría mantenerse, pues su banco de plántulas y juveniles es dominado por las mismas especies.

Además, *A. pennatula* y *A. farnesiana*, se encuentran reportadas como especies dispersadas por el ganado, a través del consumo de su vaina (conteniendo la semilla) y favoreciendo su germinación al mantener condiciones adecuadas de humedad y acidez en las heces del ganado (Miceli-Méndez *et al.*, 2008), lo que la lleva a dominar nuevos espacios abiertos (Rubio-Delgado *et al.*, 2002).

Otra característica relevante, es su menor cobertura del dosel (0.38 ± 0.21), lo que favorece el establecimiento de gramíneas, musgos y herbáceas. Además, las gramíneas son resistentes al pisoteo y al ramoneo ejercido por el ganado, lo que explica que su cobertura no

se vea afectada por la actividad ganadera que se desarrolla dentro de estos sitios (Borrelli y Oliva, 2001; Briske, 1996).

Desde hace algunos años, se han documentado que este tipo de matorrales secundarios son capaces de sustituir extensiones que originalmente eran ocupadas por bosques de encino de clima templado y semi-seco (Casas *et al.*, 1995; González-Elizondo *et al.*, 2005; Márquez-Linares *et al.*, 2005). Rzedowski (2006), además las señala como “comunidades que se mantienen indefinidamente”.

La última de las comunidades se muestra como una mezcla de las dos antes descritas: la **comunidad transición**. Esta comunidad generalmente se encuentra entre el matorral secundario y el bosque, lo que explica que mantenga esta combinación de especies. Su similitud a ambos grupos no solo permea a su composición florística, si no que mantiene semejanzas en variables de estructura de la vegetación, edáficas y de disturbio. Es la comunidad que mantiene una mayor diversidad y riqueza, además de contar con mayores abundancias de plántulas y juveniles de tanto *Quercus* como *Acacia*, géneros dominantes dentro de las dos comunidades contrastantes. Con ello se llega a pensar que tal comunidad mantiene un efecto de “disturbio intermedio”, donde se impide la dominancia de ciertas especies (como *Acacia* sp. por ejemplo), moldeando una comunidad más equitativa (Connell, 1978).

De acuerdo a los resultados, la comunidad transición muestra similitudes mayores con los sitios de bosque de encino, manteniendo una cobertura de dosel y suelo (en cuanto a herbáceas y suelo desnudo) similar al bosque. Por otro lado, el impacto de las actividades ganaderas se ve reflejado en un aumento en la densidad aparente, resistencia a la penetración (compactación del suelo) y una disminución de la cobertura y biomasa de mantillo, condición que la hacen asemejarse al matorral secundario.

Si bien el establecimiento de encinos se ve favorecida por la presencia de mantillo en el suelo, la profundidad de esa capa cobra relevancia (Douterlungne *et al.*, 2018; Guo *et al.*, 2011; Tripathi y Khan, 1990). Se ha reportado que para especies como *Q. rugosa*, una gruesa capa de mantillo puede limitar su germinación y su crecimiento inicial (Douterlungne *et al.*, 2018; López-Barrera y González-Espinosa, 2001; Shaw, 1968). Esto debido a que evita la elongación del tallo y provoca etiolación en las hojas, al impedir el paso de la luz y/o mayores

tasas de herbívora o incidencia patógena por organismos que habitan en el mantillo (Facelli, 1994; Itoh, 1995). Por consiguiente, la elevada cantidad de plántulas de encino dentro de los sitios de transición podría deberse a una menor cantidad de mantillo que en el bosque de encino, pero manteniendo el contenido de carbono orgánico en el suelo, presentándose mejores condiciones para su establecimiento.

Asimismo, un dosel semi-abierto permite un mayor ingreso de luz al sotobosque. Algunos autores reportan mayores probabilidades de emergencia y supervivencia de encinos en sitios con mayor disponibilidad de luz en el sotobosque (Li y Ma, 2003), pero sin llegar a ser sitios totalmente expuestos, como en el caso del matorral (Badano *et al.*, 2011; Bonfil, 2006; González-Salvatierra *et al.*, 2013; Guo *et al.*, 2011).

Es importante señalar que aunque algunos autores reportan la compactación del suelo como principal factor limitante para el establecimiento de encino (Jordan *et al.*, 2003; Zavala, 2001), las variables relacionadas con tal condición (resistencia a la penetración y densidad aparente) no mostraron diferencias importantes entre los sitios de transición y los de matorral secundario. Esto sugiere que al mantenerse condiciones favorables en otras variables del suelo, como el carbono orgánico en el suelo, una cobertura semi-abierta del dosel, una capa de mantillo moderada o mantener una densidad alta de arbustos que puedan servir de nodrizas (Badano *et al.*, 2009; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996), la compactación del suelo deja de ser una variable clave, para pasar a un segundo plano. No obstante, es necesaria más investigación para entender mejor la interacción conjunta de estas variables en el establecimiento de encinos.

La marcada ausencia de plántulas y juveniles de encino dentro del matorral secundario, a pesar de ser parches inmersos en el bosque, podría estar relacionado con las preferencias de algunos dispersores, particularmente pequeños mamíferos, hacia sitios con mayor cobertura vegetal, lo cual los protege ante depredadores (García-Hernández *et al.*, 2016; Pérez-Ramos *et al.*, 2008). El alto contraste entre los sitios de bosque de encino y el matorral ha sido reportado como un *borde "duro"*, los cuales pueden ser barreras poco permeables para el movimiento de semillas, disminuyendo la probabilidad de establecimiento de nuevas plántulas (López-Barrera *et al.*, 2007, 2005).

El banco de plántulas del matorral secundario incluye algunas especies de típicas del bosque, no presentes en la vegetación adulta (como *Q. polymorpha*, *Q. affinis*, *Berberis gracilis* y *Buddleja cordata*), lo que indica que algunas semillas propias de los encinares pueden alcanzar sitios propicios para su germinación y emergencia dentro el matorral. Sin embargo, probablemente el pisoteo del ganado sumado a las características edáficas y de cobertura de dosel anteriormente descritas propias del matorral secundario, lleva al poco éxito en el establecimiento de las plántulas. La capacidad competitiva de las especies que dominan el dosel del matorral secundario (*Acacia*, *Dodonaea*, *Mimosa*) también dificulta que juveniles de estas especies de bosque alcancen etapas más avanzadas en su desarrollo (Connell, 1978).

Por otro lado, sobresale el elevado pH (7.53 ± 0.41) en los sitios de matorral secundario, en contraste con el bosque de encino, el cual mantiene un pH más ácido (6.38 ± 1.06), típico de este tipo de vegetación (Rzedowski, 1961). Algunos autores, han registrado valores más altos de pH en bosques que han sido transformados a sitios de agricultura o que han sido expuestos a pastoreo durante periodos largos de tiempo (Jiménez *et al.*, 2008; Reiners *et al.*, 1994; Yesilonis *et al.*, 2016). El pH del suelo influye en la fertilidad del suelo, debido a su efecto sobre la disponibilidad de algunos nutrientes. Por ejemplo, el fósforo, se precipita más fácilmente bajo pH elevado, quedando poco disponible para las plantas (Chapin *et al.*, 2002). De acuerdo con Rzedowski (2006), los bosques de encino en México, se desarrollan sobre suelos típicamente entre un rango de pH de 5.5 a 6.5, lo que podría sugerir una la relación entre el pH y la presencia de encinos.

Contrario a lo reportado por Dahlgren *et al.* (1997), en este estudio, el contenido de nitrógeno y fósforo total en el suelo no presento cambios entre las comunidades, aun cuando mantienen composiciones vegetales distintas (abundante presencia de fabáceas dentro del matorral) y reciben ingresos constantes de nitrógeno y fósforo a través de las excretas de ganado, en el caso del matorral y la comunidad transición. Por otro lado, es importante mencionar que dentro del matorral secundario se encontró un incremento en el porcentaje de arcillas en el suelo, lo cual podría ser un producto de la intemperización (exposición al aire y al viento) que sufrió el suelo al ser expuesto como consecuencias de las actividades de

agricultura y ganadera, lo que favoreció la paulatina segregación y la generación de partículas más finas (Yesilonis *et al.*, 2016).

Este proceso también, se relaciona con la menor cantidad de carbono orgánico que se encuentra en el matorral. Primero, el desmonte original para generar campos de cultivo, puede acelerar la oxidación de la materia orgánica, lo que llevo a su perdida (Binkley y Fisher, 2013; Chapin *et al.*, 2002). Segundo, las plantas agrícolas, así como las comunidades que se establecieron posteriormente, tienen una producción menor de mantillo, lo que impide que se recupere la materia orgánica perdida. En sitios con historial de uso de agricultura y ganadería, la disminución de materia orgánica se ha relacionado con efectos directos en la perdida de fertilidad, de capacidad de intercambio catiónico y su consecuente disponibilidad de nutrientes, así como retención de agua (Bizzari *et al.*, 2015; Yesilonis *et al.*, 2016).

6.2 Factores conductores de las comunidades vegetales

La composición de las comunidades vegetales locales en cierto lugar es el resultado de una serie de filtros ecológicos, tanto bióticos como abióticos, que pueden actuar a diferentes escalas espaciales; desde el nivel local hasta paisaje (Temperton *et al.*, 2004).

En los ecosistemas de montaña, como los bosques de encino, **el clima y el relieve** (altitud y orientación particularmente) son filtros abióticos claves en estructurar el ensamblaje de las comunidades vegetales (Chapin *et al.*, 2002; Miranda y Hernández, 1963; Olson *et al.*, 2001). Por ejemplo, Rzedowski (1961) establece que las condiciones propicias para el desarrollo de bosques de encino se encuentra con una temperatura media de entre 8 y 21 °C, una precipitación entre 700 y 1,800 mm y un rango altitudinal entre 600 y 2,800 m s.n.m, generalmente con una exposición norte y oeste.

El sitio de estudio se mantiene dentro de estos rangos, por lo tanto se podría esperar la dominancia de este tipo de vegetación. Considerando el tamaño del sitio de estudio (85 ha), la temperatura y precipitación actúan de una forma homogénea dentro de este terreno, por lo que por sí solas no podrían explicar la presencia de las composiciones vegetales de las comunidades tan contrastantes que se registraron.

Por otro lado, a pesar de que **altitud** resultara una variable significativa en la ordenación NMDS, el sentido del gradiente mostrado por los vectores (asociado al NMDS2), no representa un factor importante para la separación de las tres comunidades (la cual se da sobre el NMDS1). Con ello, se descarta completamente este factor como responsable de la variación obtenida.

En cuanto a la **exposición de la ladera**, muchos estudios han confirmado que ésta determina la incidencia solar, humedad atmosférica y edáfica, lo que consecuentemente puede llevar a diferencias en composición y estructura de la vegetación (Auslander *et al.*, 2003; Cantlon, 1953; González-Hidalgo *et al.*, 1996; Holland y Steyn, 1975). Sin embargo, en este estudio, no se presentaron exposiciones contrastantes, manteniendo exclusivamente orientación norte-noroeste, por lo que se concluye que la exposición no interfiere de manera directa sobre la diferenciación en composición o estructura de las comunidades detectadas.

La **pendiente** del sitio también resultó ser una variable topográfica altamente significativa en la diferenciación de las comunidades. No obstante, esta variable puede ser relacionada con el disturbio, debido a que mostro valores significativamente menores (13.36 ± 6.44) en los sitios donde se llevó a cabo alguna actividad productiva, en comparación con los sitios dentro del bosque (23.57 ± 10.25). En una matriz agrícola, los parches de bosques remanentes suelen encontrarse más alejados y con pendientes pronunciados, debido a la dificultad que estos sitios podrían ofrecer para el manejo de la siembra y su cosecha, así como el transitar del ganado y del cuidador (Acácio y Holmgren, 2014; Flinn *et al.*, 2005; Malhi *et al.*, 2014). Parte de los patrones espaciales de uso de suelo se encuentran relacionadas con las condiciones naturales del sitio y sus características, que finalmente determinan la forma en la que serán manejadas y a su vez, la huella de las actividades antrópicas produce cambios en la heterogeneidad dentro del paisaje, que finalmente afecta directamente la riqueza, distribución y abundancia de las especies.

Con todo lo anterior, se evidencia que la presencia de diferentes comunidades vegetales se debe a factores a una escala local. Los bosques de encino, son ecosistemas donde la actividad humana ha sido parte de su historia (Rzedowski, 2006, 1961), por lo cual la presente estructura de las comunidades puede ser entendida a la luz del historial de uso de la tierra (Flinn y Vellend, 2005; Temperton *et al.*, 2004). Los resultados obtenidos confirman

lo anterior, donde variables como densidad aparente (como indicativo de compactación del suelo) y cantidad de heces resultaron altamente correlacionadas con las diferencias en composición de las comunidades vegetales. Ambas variables se muestran estrechamente relacionadas con las actividades antrópicas y logran explicar un 14.4 % de la variación encontrada en la composición vegetal, un valor cercano a lo que permite explicar las variables ambientales (19.26 %). Esto pone en manifiesto como las variables ambientales no son suficientes para explicar en su totalidad los cambios en vegetación que se observan, siendo necesario incluir el disturbio como variables clave para entender la divergencia de las comunidades.

Considerando lo anterior, **la agricultura y la ganadería**, se posicionan como factores conductores o *drivers* en inglés, que modifican y modulan la composición de las comunidades vegetales dentro del bosque. Estas aseveraciones han sido reportadas en muchos otros estudios, donde el disturbio antropogénico es el causante principal de cambios en la estructura vegetal y el micro-ambiente (Måren *et al.*, 2015; Ramirez-Marcial *et al.*, 2001; Saccone *et al.*, 2014; Torres *et al.*, 2016; van der Wai, 2006).

La tala inicial que permitió la apertura de espacios para el cultivo agrícola fue un detonante importante en las composiciones vegetales registradas en este estudio. De acuerdo con las entrevistas realizadas al dueño de la propiedad, los sitios sin desmonte inicial no son dominados por la comunidad de matorral secundario, lo que ratifica el efecto que tuvo la tala.

El legado de la remoción total de la cobertura del bosque y sus posteriores actividades de agricultura son sumamente importantes en las propiedades del suelo, efectos que pueden persistir por décadas (Bizzari *et al.*, 2015; Brudvig *et al.*, 2013) hasta por cientos de años (Dupouey *et al.*, 2002). Por ejemplo, los bosques que tienen legados de uso de agricultura, mantienen una menor cantidad de materia orgánica en el suelo, aun a pesar del paso del tiempo (Bizzari *et al.*, 2015). El contenido de carbono orgánico en el suelo en los sitios perturbados aquí reportados, también muestra esta tendencia y aparece como un factor conductor que predice la diferenciación entre las comunidades, relacionándose con las actividades antrópicas desarrolladas y el consecuente ensamblaje que se generó. Se ha comprobado que la composición de la comunidad a su vez influye sobre el contenido de

materia orgánica y por consiguiente en el contenido de carbono orgánico (Dahlgren *et al.*, 1997; Suding *et al.*, 2004).

La apertura inicial del dosel, además, propició una dominancia de especies heliófilas y pioneras (de vida larga) dentro de la comunidad del matorral secundario, lo que coincide con Holmgren (2002). Estas especies compiten agresivamente por los recursos disponibles y limitan el establecimiento de encinos (Plieninger *et al.*, 2011) así como de otras especies leñosas (Ferguson *et al.*, 2003; Zahawi y Augspurger, 1999), lo que finalmente lleva a una diferenciación completa en la composición de las comunidades a varios niveles (dosel, sotobosque).

En un proceso de sucesión sin presencia de un disturbio crónico, como la ganadería, eventualmente las especies de árboles de etapas más avanzadas, podrían ir estableciéndose e ir cambiando las condiciones microambientales, sin embargo, de acuerdo con los resultados presentados, el pastoreo del ganado evita que este proceso se lleve a cabo, lo cual es posible de ver al encontrar especies como *Q. polymorpha*, *Q. affinis*, *Berberis gracilis* y *Buddleja cordata* dentro del banco de plántulas del matorral secundario, pero no llegan a ser parte de la vegetación adulta.

La remoción selectiva de especies por el ganado, así como la compactación del suelo por el pisoteo (reflejado en una alta densidad aparente), favorece el establecimiento de ciertas especies por sobre otras. Los encinos son sensibles a la compactación de suelo (Jordan *et al.*, 2003; Zavala, 2001), reduciendo el crecimiento radicular, y por ende su absorción de agua y nutrientes. Esto puede eventualmente reducir su crecimiento y aumentar su mortalidad durante las temporadas de sequía o estiaje, situación amplificada en doseles totalmente abiertos (Rivas-Rivas, comm. pers). López-Sánchez *et al.* (2014) y Plieninger *et al.* (2011) reportan una relación negativa entre la abundancia de heces con la abundancia de plántulas de *Quercus*, sugiriendo que el pastoreo es una barrera que imposibilita el establecimiento de encinos.

Las **variables estructurales de la vegetación** (cobertura y altura de dosel), influyen directamente en la comunidad de juveniles, al modificar sus condiciones microclimáticas (Badano *et al.*, 2015), lo que las convierte también en filtros ecológicos. El ganado a su vez,

favorece que estos espacios permanezcan con una mayor apertura (doses con menor cobertura), debido a su tránsito.

Es importante mencionar que es la **interacción entre diversos factores** (topográficos, edáficos y de disturbio, así también el pool regional de semillas) lo que finalmente dirige el recambio de especies. Acácio *et al.* (2009) han reportado que la conjunción entre periodos de sequía prolongados aunado al pastoreo puede llevar a acelerar el cambio de bosques de encino a matorrales secundario. Por ello, no se descarta que situaciones similares pudieran haberse llevado a cabo en el sitio de estudio, considerando que se mantiene un 77 % de la variación en las comunidades sin explicar.

Son varios los estudios que abordan el impacto individual de algún tipo de disturbio, sin embargo, se presentan importantes lagunas de conocimiento para entender la interacción y los impactos acumulativos de múltiples disturbios (pasados y presentes; Bizzari *et al.*, 2015), más aun si se toma en cuenta que en los bosques mexicanos, es común convertir parcelas agrícolas a sitios de pastoreo. Por ello, es necesario comprender mejor la interacción entre factores de disturbio y ambientales sobre el “pool” regional y local de especies.

6.3 Modelo teórico de estados alternativos estables

Los modelos de estado-transición han sido ampliamente utilizados para explicar las dinámicas de la vegetación en matorrales y pastizales (Westoby *et al.*, 1989), pero es más escaso su aplicación en sistemas forestales, siendo el fuego el mayor factor conductor dentro de estos pocos trabajos (Airey Lauvaux *et al.*, 2016; Kindt y Coe, 2005; Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Odion *et al.*, 2010; Torres *et al.*, 2016) y solo algunos de ellos se enfocan en las actividades agropecuarias como el principal actor (Acácio *et al.*, 2009; Saccone *et al.*, 2014; van der Wai, 2006).

La **dinámica sucesional** de la vegetación descrita en este trabajo encaja mejor sobre un modelo de estado-transición que bajo un modelo de sucesión lineal (*sensu Clemens*; Figura 14) por diferentes razones. Primero, la presencia de estados alternativos estables, ha sido usado para explicar distintas asociaciones vegetales que se desarrollan bajo un mismo

conjunto de condiciones ambientales (Schröder *et al.*, 2005), como es el caso de lo que aquí se reporta. Segundo, las diferencias en la composición de suelo (textura, fertilidad), no permiten explicar por si mismas los patrones espaciales detectados (Dantas *et al.*, 2016). Y tercero, las actividades humanas han generado cambios y contribuyen a mantener la composición actual de la vegetación a través de una dinámica de retroalimentaciones que conducen a la estabilidad y permanencia de los estados detectados (Suding *et al.*, 2004).

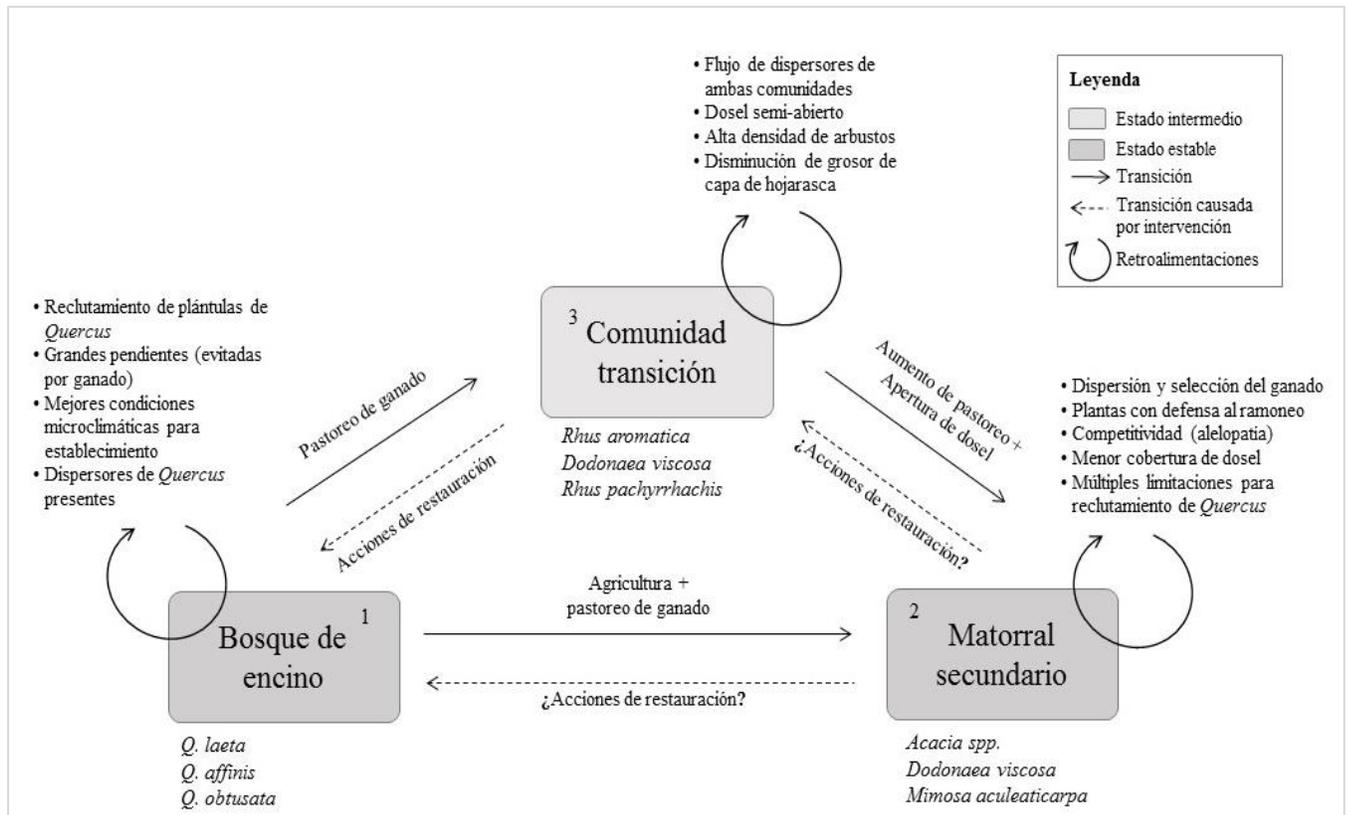


Figura 14. Representación esquemática del modelo de estados y transiciones a partir de un bosque de encino. Bosque de encino (1) y matorral secundario (2) representan estados estables, mientras que comunidad transición (3), es un estado intermedio. Las líneas sólidas que representan las transiciones muestran los factores que conducen los cambios entre estados, mientras que las líneas punteadas sugieren transiciones causadas por intervención (restauración). Las retroalimentaciones se basan en los resultados obtenidos en este trabajo y en la información que provee la literatura.

6.3.1 Transiciones

Dentro de los bosques templados mexicanos, el cambio de uso de suelo es principalmente relacionado con agricultura y ganadería (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010; CONAFOR, 2009; Rzedowski, 2006, 1961). En este trabajo, estas actividades antrópicas fueron factores clave en la transición entre estados alternativos.

De bosque de encino a matorral secundario.

El **matorral secundario** coloniza sitios abiertos, con un historial de uso de la tierra severo, donde se realizaron actividades de agricultura y ganadería en conjunto, propiciando suelos con bajo contenido de nutrientes y compactados, principalmente restringidos a áreas planas, lo que lo lleva a estar dominado por especies “pioneras” de vida larga.

La apertura inicial donde se llevó a cabo una **tala** y la remoción de la cubierta vegetal, fue un detonante clave, trayendo consigo susceptibilidad a la colonización de otras especies (Holmgren, 2002). Considerando que en los bosques, uno de los recursos limitados es la luz, era de esperar que la apertura de espacios abiertos permitiera que aquellas especies latentes mantenidas debajo del dosel (ya sea a través de bancos de semillas o plántulas), aprovecharan y se establecieran (Chapin *et al.*, 2002).

No obstante, el constante manejo de la parcela (un periodo confirmado de 27 años), y un constante aclareo, seleccionando algunas especies por encima de otras, impidiera la presencia de una cubierta vegetal en el suelo y favorecer la intemperización del mismo (gran proporción de suelo desnudo), que podría resultar en partículas del suelo cada vez más pequeñas (como por ejemplo, arcillas; Binkley y Fisher, 2013; Bizzari *et al.*, 2015; Yesilonis *et al.*, 2016), así como a llevar una reducción de la fertilidad del suelo. Se tiene la hipótesis, que lo anteriormente descrito contribuyó en gran medida al cruce de umbrales ecológicos (del estado de bosque) y con ello, la llegada a otro estado (Hobbs y Suding, 2007; Magnuszewski *et al.*, 2015; Suding *et al.*, 2004).

Inmediatamente después de terminar las actividades agrícolas, tales áreas se destinaron al **pastoreo de ganado** bovino. Es probable que las especies “pioneras” hayan comenzado a ser dispersadas y favorecidas por la presencia del ganado bovino, lo que finalmente las llevo a colonizar completamente el terreno abierto, donde encontraron las

condiciones necesarias para su establecimiento exitoso. Por ejemplo, la semilla se escarifica en su paso por el tracto digestivo del ganado o al mantener condiciones ácidas dentro de las excretas. Asimismo, la germinación de las semillas y el crecimiento inicial de la plántula es favorecido en ese micrositio, al mantener un alto contenido de nutrientes y mayor humedad (Miceli-Méndez *et al.*, 2008; Rubio-Delgado *et al.*, 2002), además de contar con defensas para el ramoneo una vez emergidas, como sus espinas (con observación en campo que varios juveniles ya tenían desarrolladas fuertes espinas), lo que impide que puedan ser consumidos o dañadas por los bovinos (Lucas *et al.*, 2000; Scheffer *et al.*, 2001).

Se hipotetiza que otra posible causa de la llegada de estas especies “pioneras” es debido al manejo que realiza el dueño del sitio, donde transporta su ganado hacia una propiedad distinta si las condiciones de agua y alimento no son suficientes (ver sección de historial de uso). Este nuevo lugar podría ser la fuente de semillas que finalmente terminarían en el área de estudio y podría comenzar el proceso de dominancia, tomando en cuenta las características de estas especies, previamente mencionadas, sin embargo, no se tiene la certeza de las condiciones de estos distintos lugares.

Los bovinos parecen pasar mayor cantidad de tiempo en los parches de matorral y transición (mayor promedio de cantidad de heces y senderos), lo cual resulta evidente, debido a que gran parte de sus alimentos se encuentran en estos lugares, mostrándose como áreas con las mayores coberturas de gramíneas, herbáceas y de árboles preferidos por sus vainas (como *Acacia* spp. o *Mimosa* sp.).

La presión combinada de la tala inicial y la presencia de ganado pudo haber llevado, a que el efecto del disturbio se intensificara y finalmente llevó al sistema a cruzar umbrales, cambiando a un nuevo estado (Ratajczak *et al.*, 2017; Scheffer y Carpenter, 2003). En otros trabajos se ha llegado a conclusiones similares para bosques pastoreados durante periodos de tiempo largos o donde las actividades antrópicas interactúan entre sí, lo que desencadena el remplazamiento de los bosques, por comunidades nuevas, con composición, diversidad, características (edáficas, de cobertura de suelo, de cobertura y altura de dosel) y dinámicas diferentes (ver apartado más adelante de retroalimentaciones; Segerström y Emanuelsson, 2002; Van de Wouw *et al.*, 2011). Estas nuevas dinámicas le confieren estabilidad al estado que dificultan o impiden que avance a estados distintos (sucesión detenida o *arrested*

succession en inglés) o su regreso al estado anterior (en este caso al bosque de encino; Acácio y Holmgren, 2014; Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2004).

De bosque de encino a comunidad transición.

La **comunidad transición** mantiene una composición mezclada de los dos estados contrastantes, tanto en su vegetación aérea como en su banco de plántulas y juveniles. A su vez, las características de estructura de vegetación así como del suelo, muestran mayor semejanza con uno o con otro. Es por ello que dentro de nuestro modelo teórico se nombra como un *estado intermedio*. La diferencia más marcada con los sitios de bosque, es la mayor presencia de **pastoreo**. Es decir, en estos sitios, el ganado pasa mayor cantidad de tiempo (5.00 ± 4.80 vs. 1.57 ± 1.50 en cantidad de heces), probablemente debido a una mayor disponibilidad de alimento (como herbáceas, gramíneas), en contraste con el bosque, así como pendientes menos pronunciadas (16.56 ± 7.67 vs 23.57 ± 10.25).

Es por ello, que se ha planteado la hipótesis que en estas áreas se mantiene un disturbio intermedio (Connell y Slatyer, 1977), pero sin un cruce de umbrales (como en el caso del matorral). Un estado intermedio similar fue reportado por Acácio y Holmgren (2014), correspondiendo a bosques más abiertos (*cork oak savanna*), cuya transición era mediada por el manejo del sotobosque y su interacción con incendios, encontrándose como intermedio entre los dos estados críticos, siendo uno de ellos un matorral similar al reportado en este trabajo.

La cantidad de **plántulas** de encino en estos sitios es mayor que dentro del matorral secundario, por lo que el reclutamiento de estos árboles parece estarse llevando a cabo, considerando que se tienen encinos tanto adultos como juveniles. Tal proceso se presenta debido a que se mantienen varias características: 1) un dosel semi-abierto, que favorece a una mayor entrada de luz, pero no totalmente expuesto, protegiendo a las plántulas de desecación por una elevada incidencia solar (Badano *et al.*, 2011; Bonfil, 2006; González-Salvatierra *et al.*, 2013; Rivas-Rivas, comm. pers), 2) una capa de mantillo con un menor grosor que en el bosque, lo que evita problemas de etiolación, elongación y reduce la posibilidad de daño de la semilla y la plántula por patógenos (como hongos) o insectos (herbivoría) que se ven favorecidos por el mantillo (Facelli, 1994; Guo *et al.*, 2011; Itoh, 1995), 3) la comunidad transición se vuelve probablemente un borde permeable para los dispersores, capaces de

transitar del bosque a estos sitios (López-Barrera *et al.*, 2007), 4) gran abundancia de arbustos que fungen de plantas nodrizas y protegen contra el pisoteo y ramoneo en etapas críticas (Badano *et al.*, 2009; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996), 5) estas características probablemente mitigan otras barreras, como la compactación del suelo (presentando valores semejantes a los sitios de matorral) y evita que condicionen el establecimiento de encinos.

De la misma forma, plántulas del género *Acacia*, se encuentran presentes en un gran número, sin embargo, estas plantas no cuentan con el micro-hábitat ideal para dominar dentro del dosel (vegetación adulta), como lo hacen en el matorral secundario. Por ejemplo, dentro de los sitios de transición, se mantiene un dosel semi-abierto, menos favorable para el crecimiento de estas especies “pioneras” (Holmgren, 2002).

Es por ello, que los sitios donde se encuentra la comunidad transición, podrá haber mayor probabilidad de transitar hacia un estado de bosque de encino, auxiliándose de algunas técnicas de restauración (como la protección a las plántulas o plantación), que puedan llevar a que los encinos dominen nuevamente el dosel.

De comunidad transición a matorral secundario

Según las entrevistas con el propietario, una de las diferencias entre el matorral secundario y los sitios de transición, es la apertura inicial de **claros agrícolas** y una mayor presencia del ganado. Como ya se ha discutido, estas actividades probablemente favorecieron la entrada de las especies que ahora dominan la dinámica dentro del matorral (Acácio y Holmgren, 2014; Holmgren, 2002).

Por consiguiente, es posible que la transición del estado intermedio hacia un matorral secundario dependa de mantener sitios sin cubierta arbórea y aumentar la presión del ganado sobre estas áreas. Es decir mayor presión hacia las plántulas de las especies arbóreas (por ejemplo hacia los encinos) a través del pisoteo y ramoneo del ganado, podría llevar a que las actuales especies que dominan el dosel, no pudieran ser reemplazadas por sus juveniles y por consiguiente, se generarían doseles con menor cobertura, que terminaría beneficiando al avance del matorral.

El banco de plánulas y juveniles de la comunidad transición incluye las especies más dominantes del matorral, en consecuencia, las hipotéticas aperturas del dosel podrían llevar

a que estas especies tengan mayor luz disponible y puedan comenzar a crecer, además. En adición, en los sitios frecuentados por el ganado, teóricamente se tendrían a los dispersores y facilitadores necesarios para el establecimiento exitoso de estas especies (Holmgren, 2002; Miceli-Méndez *et al.*, 2008). Durante la temporada de lluvias, una mayor disponibilidad de alimento (como las herbáceas que abundan durante esta temporada) en la comunidad transición, favorece un flujo de semillas de los sitios de matorral secundario (donde sus especies dominantes tienen una fructificación elevada en esta temporada), hacia estos lugares, por lo que con las condiciones adecuadas de luz, probablemente se daría el cambio.

Con todo lo anterior, en este caso hipotético, el establecimiento de encinos comenzaría a tener barreras suficientes para restringirse a los parches de bosque remanentes, de igual manera, los dispersores de los encinos, se mantendrían en sitios más seguros, donde no se muestren expuestos a depredadores (López-Barrera *et al.*, 2007, 2005), lo que eventualmente disminuiría la presencia de encinos dentro de estos sitios.

Es importante mencionar que en muchos de los trabajos aquí citados se incluye el efecto de factores climáticos, como sequías o historiales de severidad, evaluándose como una interacción entre varios factores (Acácio *et al.*, 2009; Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Saccone *et al.*, 2014; Yesilonis *et al.*, 2016), por lo que no habría que descartar que otros factores podrían o pudieron haber influido de manera directa o indirecta la transición entre estados en nuestros sitios. Es por ello que se requiere más investigación al respecto tomando en cuenta la relevancia en temas de conservación y restauración de bosques.

6.3.2 Retroalimentaciones

Retroalimentaciones provocadas por interacciones tróficas

- *Dispersión*

Una de las retroalimentaciones más importantes que recibe el matorral secundario es la dispersión que lleva a cabo el ganado de las especies dominantes del mismo estado (*Acacia*, *Mimosa*), aunado a la mejora de ciertas condiciones micro-ambientales que favorecen su establecimiento y permanencia (germinar en heces del mismo y escarificación de una semilla con testa dura en el tracto digestivo del ganado; Miceli-Méndez *et al.*, 2008).

En el caso de los **encinos**, la poca o nula presencia del proceso de dispersión, dentro del matorral secundario, también resulta en una retroalimentación, al ser altamente dependientes de la dispersión de sus semillas. La dispersión es llevada a cabo principalmente por ratones, ardillas y aves, sin embargo, estos animales evitan sitios abiertos, como lo es el matorral, debido a una mayor susceptibilidad a la depredación (López-Barrera *et al.*, 2007, 2005). Por lo cual, se limita que las semillas de encino lleguen más allá de los límites del bosque o de los sitios transición, aun cuando la distancia entre el bosque y de matorral es pequeña. Esto es contrario a lo reportado por Acácio y Holmgren (2014) y Van de Wouw *et al.* (2011), los cuales le atribuyen gran parte de la problemática de reclutamiento entre dos estados contrastantes, a las grandes distancias que hay entre ellos.

- *Herbívora*

Los patrones de herbívora por parte del ganado, crea importantes retroalimentaciones dentro de cada uno de los estados (Suding *et al.*, 2004). Por ejemplo, una mayor cobertura de herbáceas y gramíneas dentro de los sitios de **matorral**, también favorece que el ganado pase más tiempo en él, encontrando alimento disponible. Así mismo, estas plantas se muestran resistentes al pisoteo (como en el caso de las gramíneas) y colonizan fácilmente espacios abiertos, típicos de esta comunidad, por lo que el ganado sigue prefiriendo estos sitios.

A su vez, dentro del matorral secundario, en las plantas dominantes, como *Acacia*, *Mimosa*, la presencia de espinas desde etapas tempranas, dificultan que los herbívoros las dañen una vez establecidas (Lucas *et al.*, 2000). Con ello se logra que permanezcan en estos sitios y alcances con éxito etapas de reproducción.

Caso contrario ocurre con especies particulares del **bosque de encino**. La herbívora selectiva del ganado, elimina los renuevos de aquellas especies palatables (como *Quercus* spp., *Berberis gracilis*, *Buddleja cordata*) que pueden alcanzar algunos sitios propicios dentro del matorral secundario. A ello se le puede sumar, como en el caso de los encinos, la depredación de sus semillas por parte del ganado, así como la menor resistencia que muestran estas especies al pisoteo. Todas estas condiciones funcionan como importantes barreras impidiendo que estas especies lleguen a adultas y se vuelve menos probable que lleguen a dominar el dosel (García-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011; Zavala, 2001).

Con todo lo anterior, es claro que mientras que la herbivoría parece no tener un efecto negativo sobre las especies del matorral secundario, si dificulta, aún más, el establecimiento de otras especies dentro de esta comunidad, lo que previene un posible recambio de especies.

- *Preferencia de sitios de alimentación y descanso*

Las **grandes pendientes** son evitadas por el ganado, tanto para transitar como para descansar, así mismo, tienen menor probabilidad a ser dedicadas a actividades agrícolas. En consecuencia estos sitios tienen una menor influencia del ganado, que aquellos lugares planos (Acácio y Holmgren, 2014; Flinn *et al.*, 2005; Malhi *et al.*, 2014). Por este motivo, en este trabajo, este proceso, podría disminuir la depredación de las semillas (por ejemplo, de encinos) y la herbívora de los renuevos (de especies palatables) por parte del ganado bovino, así como el daño por pisoteo, lo que resultaría en una mayor probabilidad de reclutamiento de encinos y especies con afinidad al estado de bosque.

En el caso contrario, en los sitios con **pendientes menos elevadas**, el ganado suele pasar mayor cantidad de tiempo, lo que provoca una mayor compactación del suelo y ello conlleva a todas las barreras severas para el establecimiento de encinos y especies asociadas al bosque que ya se han mencionado. Es probable que, durante la temporada de estiaje, el ganado se centre en estos sitios por la disposición de alimento, principalmente las vainas de algunas especies de *Acacia*, y la disminución de herbáceas dentro de los otros estados. Esto provoca un mayor número de animales en áreas de menor tamaño, pues el ganado ya no se dispersa dentro de todo el sitio, lo que eventualmente acrecienta las barreras que deben superar los encinos u otras leñosas, pero a su vez favorece la continua dominancia de las especies de matorral (consumo, facilitación por escarificación y dispersión).

Retroalimentaciones provocadas por la modificación del micro-hábitat y efectos de las especies

- *Intensidad de luz*

La **menor cobertura de dosel** en los sitios de matorral y transición beneficia a las especies dominantes demandantes de luz (*Acacia*, *Dodonaea*, *Mimosa*), algunas de ellas categorizadas como “pioneras”. En adición, su capacidad de fijación de nitrógeno requiere una incidencia

solar elevada, proceso que puede ser favorecido en estos espacios abiertos (Chapin *et al.*, 2002). En consecuencia, aquellos sitios donde se presentó algún disturbio puede ser fácilmente colonizado por estas especies (Calderón *et al.*, 2005; Garcia-Sánchez y Aguirre-Rivera, 2011; Ramos-Palacios *et al.*, 2012).

Por el otro lado, las especies de encinos aquí reportados son categorizadas como especies tardías o intermedias (como *Q. affinis* o *Q. obtusata*; Flores-Cano, 2007), por lo que requieren condiciones de **sombra** o sombra intermedia, siendo desventajoso un dosel con poca cobertura, como los sitios de matorral (Douterlungne *et al.*, 2018; Kappelle, 2006). Además, si a ello le agregamos, nuevamente, una densidad menor de arbustos que puedan servir para aminorar estas condiciones en las etapas de plántulas de los encinos (Badano *et al.*, 2011; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996), se vuelve evidente que dentro de estos sitios la regeneración es menos probable y con ello se genera una retroalimentación que desfavorece el establecimiento de los encinos.

- *Interacción suelo-planta*

Las interacciones locales de suelo y planta cobran relevancia dentro de la estabilidad de la cobertura arbórea, siendo capaces de afectar las características abióticas (Scheffer *et al.*, 2001; van de Koppel *et al.*, 1997). En este caso, especies como *Acacia*, *Mimosa* o *Dodonaea* con **hojas pequeñas y perennes** generan poco mantillo, contribuyendo en menor medida (en contraste con los encinos) a la recuperación del contenido de materia orgánica en el suelo.

Este poco contenido de carbono, sumado a una elevada compactación del suelo, disminuye el nitrógeno y fósforo, así como aumenta el pH, lo cual disminuye a su vez, la capacidad de intercambio catiónico en el suelo y mantiene así varios compuestos fosfatados menos disponibles para las plantas (Bizzari *et al.*, 2015; Chapin *et al.*, 2002; Jiménez *et al.*, 2008; Yesilonis *et al.*, 2016). De esta manera, se mantiene un suelo menos fértil y en consecuencia, por un lado, especies leñosas del estado bosque son menos competitivas en estos sitios, y por otro lado, se favorece la dominancia de especies características de sitios disturbados, como *Acacia*, *Mimosa* o *Dodonaea*.

Estas plantas mantienen una alta capacidad competitiva, ya que suelen desarrollar sistemas radiculares extensos en suelos disturbados, lo que les confiere resistencia en periodos de sequía (Calderón *et al.*, 2005; Sistema Nacional de Información Forestal, 2012). A su vez, su simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno les hace menos sensible al déficit de este elemento, que suele ser limitada en bosques de clima templado (Chapin *et al.*, 2002). Estas interacciones planta-suelo probablemente contribuyen a la reducida presencia de encinos dentro del banco de plántulas del matorral.

De la misma forma, en el bosque, se presentan retroalimentaciones que mantienen a su actual composición y que le brindan estabilidad. Por ejemplo, dentro del bosque se mantiene un reclutamiento exitoso de encinos, registrándose un rango de 2,600 a 5,000 plántulas por hectárea (se debe de tener en cuenta que no hizo distinción entre plántulas de rebrote y plántulas de semilla, por lo que este número debe tomarse con consideraciones). Esto debido a que los encinos prefieren menor incidencia solar y suelos con mayor contenido de humedad, lo que se relaciona con la protección que le confiere la capa de mantillo, a lo cual los encinos contribuyen de manera importante, por sus características propias (**latifoliados y semi-caducifolios**). Este número de plántulas es considerado suficiente para mantener un bosque de encino a largo plazo (Acácio y Holmgren, 2014).

- *Interacción planta-planta*

Otra de las barreras para el establecimiento de encinos que se encuentran en el matorral se relaciona con la **competencia** que realizan las abundantes herbáceas y gramíneas sobre estas especies y otras leñosas (Ferguson *et al.*, 2003; Plieninger *et al.*, 2011). En contraste, en el bosque tanto herbáceas como gramíneas son menos abundantes, debido a que los doseles cerrados y la capa de mantillo en el suelo del bosque dificultan su establecimiento, por lo que en el bosque, se cuenta con las condiciones ideales para el éxito de las plántulas de encino (Holmgren, 2002; Rzedowski, 1961).

Además, plantas como *Acacia pennatula* y *Dodonaea viscosa* pueden tener efectos alelopáticos sobre especies arbóreas, lo que limita su crecimiento (alelopatía; Flores-Cano, 2007; Peguero-Gutiérrez, 2012). A pesar de ello, otros autores proponen las mismas especies como plantas nodrizas (Ramírez-Marcial *et al.*, 1996).

6.3.3 Indicativos de estabilidad de los estados a mediano plazo

La estabilidad de un estado implica la conservación de su identidad a largo plazo, incluso cuando deja de recibir el efecto del disturbio inicial (Scheffer y Carpenter, 2003). En este estudio, es difícil observar y comprobar tal proceso, considerando el corto periodo de monitoreo y la lentitud del desarrollo de los encinares, sin embargo, existen indicios de estabilidad y permanencia de mediano plazo del estado.

El estrato arbóreo y el **banco de plántulas y juveniles** comparten patrones similares de separación entre comunidades vegetales, así como, las especies de mayor dominancia. Aunado a lo antes descrito y en conjunto con el análisis de test de Mantel, se establece una fuerte relación entre la composición del banco de plántulas y la composición de adultas, lo que la vuelve un predictor de la vegetación aérea en un futuro cercano (Olano *et al.*, 2005). Por lo tanto, se espera, que aún cuando pudiera cesar la actividad ganadera, el banco de plántulas y juveniles es el suficiente para reponer a las adultas y mantenerse en el tiempo.

La composición que conforma la comunidad del matorral secundario ha dominado el lugar por aproximadamente **30 años**. Estudios similares han comprobado que estas especies “pioneras” (de vida larga) pueden mantenerse por periodos largos de tiempo, como estados estables, lo que les ha valido para ser consideradas las principales especies que pueden consolidar el estado alternativo (Acácio *et al.*, 2009; Acácio y Holmgren, 2014; Van de Wouw *et al.*, 2011). En consecuencia puede llevar al desplazamiento de los bosque de encino en sitios asociados a procesos de tala, sobrepastoreo e incendios (González-Elizondo *et al.*, 2005; Márquez-Linares *et al.*, 2005).

6.4 Implicaciones para la conservación, restauración y manejo de bosques de encino

En el modelo aquí presentado, el matorral secundario es un **estado alternativo estable**, con un dinamismo propio y características particulares re-forzadas por la presencia del ganado. De acuerdo con la literatura, la llegada a un nuevo estado implica cruzar ciertos umbrales del sistema, en este caso a través del disturbio que generó la agricultura y la ganadería, lo que provocó un cambio hacia un estado nuevo (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2004; Temperton *et al.*, 2004).

En el caso del matorral secundario, la eliminación del factor de disturbio que se tiene actualmente (el pastoreo de ganado), probablemente no sea suficiente para regresar a su estado anterior (considerando el legado de las actividades pasadas y la estabilidad que muestra actualmente). Particularmente, este estado, cuenta con una resiliencia propia, nuevos umbrales, conferida por la presencia de retroalimentaciones estabilizadoras, lo que dificultaría las estrategias de restauración que se propongan (Suding *et al.*, 2004).

La **restauración** (o conversión de este matorral a un encinar), requeriría interrumpir las retroalimentaciones de las que ya se hablaron, lo que podría implicar una inversión importante de recursos monetarios y esfuerzo de recurso humano. En estos casos, la restauración implicaría ir “contra corriente”, necesitando mayor manipulación y con mayor similitud a técnicas de ingeniería ecológica (SER, 2004), por lo que habría que determinar el costo-beneficio de estas acciones.

Con ello, se contrasta fuertemente con técnicas de restauración más tradicionales, como eliminación de las plantas dominantes, aumentar la densidad de arbustos nodrizas que faciliten el reclutamiento de los encinos, así como recurrir a la plantación de juveniles de encinos (Acácio y Holmgren, 2014). Estas estrategias pueden ser deficientes al no tomar en cuenta la factibilidad de realizar estas acciones, así como la reportada resistencia que muestran algunos estados para avanzar o transitar a otros (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007) en adición de la probabilidad que el sistema adapte rutas desconocidas y poco predecibles (Suding *et al.*, 2004).

Por consiguiente, la presencia de nuevos estados alternativos, supone un reto a la hora de determinar un **estado de referencia**, pues en este caso, el estado inicial correspondiente a un bosque de encino, deja de ser una alternativa factible y real para dirigir el proyecto de restauración, debido a lo anteriormente descrito (Hobbs, 2007). Dentro de estos lugares podría ser necesario proponer estrategias de manejo novedosas y basadas en experimentos (por ejemplo, el efecto de un cambio de tipo de ganado), que busquen mantener o recuperar cierta funcionalidad, posiblemente centrándose en este objetivo más que en estado de referencia.

El dinamismo que puede tener el matorral secundario es aún desconocido, no se tiene certidumbre sobre la trayectoria sucesional que podría tomar este estado, es decir, si este

estado puede llevar a otros o si avanza hacia un recambio de especies con mayor afinidad a matorrales o si de lo contrario esta comunidad puede mantenerse sin cambios y permanecer inmutable, como se ha reportado en bosques similares (Acácio *et al.*, 2009; Van de Wouw *et al.*, 2011). Esto podría representar nuevas líneas de investigación, con la finalidad de afondar en la dinámica que pueden alcanzar los bosques antrópicos como es el caso de los bosques de encino, la cual no parece restringirse a una configuración única de la comunidad.

Conocer las dinámicas a las cuales están sujetas las comunidades vegetales, los legados de uso que han tenido y la intensidad del mismo, se vuelve fundamental antes de aplicar y realizar un proyecto de restauración. Algunos autores por ejemplo, sugieren el uso del ganado para dispersar y favorecer la regeneración del bosque (Adams, 1975; Miceli-Méndez *et al.*, 2008; Posada *et al.*, 2000), mientras que otros proponen ciertas especies de plantas pioneras como piezas clave para iniciar el proceso de recuperación (Rubio-Delgado *et al.*, 2002). De acuerdo con los resultados de este trabajo, queda claro, que tales estrategias deben ser tomadas con precaución, evitando su generalización, más aún si se considera que en muchos lugares se desconoce el efecto de ellas en las dinámicas regionales, locales o si ciertas acciones puedan llevar a la entrada de nuevas especies que conduzcan a la transición a nuevos estados (Hobbs, 2007).

La poca **predictibilidad y linealidad** que han mostrado tener los sistemas con legados y efectos acumulados de actividades antrópicas, aunado a un evidente cambio climático, con desconocidos efectos sobre el ensamblaje de especies (Acácio y Holmgren, 2014; Hobbs y Suding, 2007; Suding *et al.*, 2004), podría implicar que la sucesión no pueda ser tan fácilmente manipulada, ni interpretada como un “retorno espontáneo” al “estado original”, en consecuencia, muchas estrategias tradicionales de manejo o restauración tendrían que replantearse, adoptándose un modelo que permita ir evaluando y monitoreando los avances e ir integrando el conocimiento obtenido a las mismas estrategias aplicadas ("*restauración adaptativa*"; Lindig-Cisneros *et al.*, 2007), donde un modelo de estado-transición, como el que aquí se propone, parece tener mayores ventajas.

Los bosques de encino en México, mantienen una estrecha relación con el ser humano, siendo la agricultura y la ganadería parte de su historia, por ello, es típico encontrar dentro del paisaje un mosaico compuesto de parches con diferentes usos y actividades

productivas (Castillo-Lara, 2007; Kappelle, 2006; Rzedowski, 2006; Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Un adecuado marco conceptual sobre los procesos que desencadenan cambios sucesionales, así como una visión sobre la dinámica de los bosques menos lineal y predecible puede llevar a una detección adecuada de problemas, así como un eficiente método de recuperación (ya sea recuperación de funcionalidad o algún servicio ambiental en particular), pero además, con un conocimiento más profundo de esta dinámica y un monitoreo a largo plazo, se pueden detectar señales de alerta antes del cruce de umbrales (Magnuszewski *et al.*, 2015; Prach y Walker, 2011) y con ello evitar cambios irreversibles. En este estudio, el matorral secundario, es un estado con menor diversidad y con una menor aptitud para ser utilizados con otros fines, como el ecoturismo, pago por servicios ambientales o como sumideros de carbono, actividades que podría contribuir a una diversificación de las actividades productivas en beneficio de los pobladores, así como a mitigar los efectos del cambio climático.

De acuerdo con las opiniones recabadas de los pobladores, el estado de bosque es el **estado deseable** para ellos por su estética y capacidad de ofrecer forraje para el ganado. Es por ello, que para llevar a cabo estrategias de restauración o de manejo que puedan llevar a recuperar sitios de bosque de encino, la **comunidad transición** se presenta como una buena alternativa. Al ser un estado intermedio aunado a sus características (gran densidad de arbustos, protección de plántulas al pisoteo, capa de mantillo menor a la del bosque, dosel semi-abierto, cantidad de nutrientes en el suelo, así como pH similar al bosque) y a la elevada cantidad de plántulas de encino, se considera que su restauración hacía encinares podría ser más factible y exitosa. Estrategias como protección de sitios *hot-spots de regeneración* (es decir, donde se concentra grandes cantidades de plántulas, *sensu* Hampe *et al.*, 2008) del pisoteo y depredación (de semillas y renuevos), principalmente durante la temporada de estiaje, donde el ganado podría frecuentar más estas áreas por su cercanía a las fuentes de agua, así como aumentar la herbivoría al contar con menos opciones de alimento en resto del área de estudio, podría ser una alternativa ventajosa para aplicar.

Estas acciones reducirían la presión del ganado sobre las plántulas, además de que pueden resultar ser económicamente viable y no implicar tanto esfuerzo humano, asimismo no se requiere eliminar el pastoreo del ganado, la actividad económica de la que dependen

los pobladores. En algunos trabajos se ha reportado mayor éxito del reclutamiento de encinos, en sitios pastoreados si se protege las plántulas contra la herbivoría durante las primeras etapas críticas para estas especies (Dufour-Dror, 2007; López-Sánchez *et al.*, 2014; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996). Sin embargo, tal y como lo sugieren los autores, es necesario revisar la carga animal a la que están sujetos estos bosques, tomando en cuenta que son sitios poco aptos para la ganadería. Es preciso realizar experimentos, afondar dentro de la condición actual del reclutamiento de encinos, determinando si las plántulas aquí reportadas provienen de semilla o son rebrotes de raíz y continuar con esta línea de investigación para determinar la pertinencia, así como un análisis costo-beneficio de lo que aquí se propone.

7. CONCLUSIONES

Diferencias entre comunidades: Es posible diferenciar tres comunidades vegetales contrastantes: una dominada por *Quercus* (Bosque de encino), otra dominada por *Acacia-Dodonaea* (Matorral secundario), siendo estas dos comunidades estables y la última como una mezcla de ambas (Transición). De manera teórica, cada una de estos estados parece mantener fuertes retroalimentaciones internas (principalmente controladas por la presencia de ganado) que lo mantienen en el tiempo.

Modelo de estado-transición: Los datos sugieren que el uso y manejo de la tierra, como el pastoreo de ganado en terrenos agrícolas abandonados, en interacción con diferentes niveles de filtros ambientales, son los factores que conducen la estructura y composición de las comunidades vegetales. La dispersión y la compactación del suelo por parte del ganado, la disminución del contenido de materia orgánica y el poco éxito regenerativo de especies sensibles a tales condiciones, así como la apertura inicial de parcelas de cultivo llevan a la permanencia y dominancia de especies “pioneras” que finalmente conduce a una dinámica de estados alternativos.

Implicaciones para manejo y restauración: Detectar y prever la transición a nuevos estados presenta un desafío que debe ser considerado dentro de la investigación, así como en las estrategias de restauración, manejo y conservación de los ecosistemas forestales, incorporando el disturbio como una fuerza modeladora en las comunidades vegetales, no solo de manera directa, si no como una fuerza que persiste en el tiempo. Con ello se plantea la adopción de nuevos modelos que permitan describir y estudiar mejor las condiciones presentes y futuras de los bosques.

REFERENCIAS

- Abella, S., Chiquoine, L., Vanier, C., 2013. Characterizing soil seed banks and relationships to plant communities. *Plant Ecol.* 214, 703–715. <https://doi.org/10.1007/sl>
- Acácio, V., Holmgren, M., 2014. Pathways for resilience in Mediterranean cork oak land use systems. *Ann. For. Sci.* 71, 5–13. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0197-0>
- Acácio, V., Holmgren, M., Rego, F., Moreira, F., Mohren, G.M.J., 2009. Are drought and wildfires turning Mediterranean cork oak forests into persistent shrublands? *Agrofor. Syst.* 76, 389–400. <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9165-y>
- Adams, S.N., 1975. Sheep and Cattle Grazing in Forest: A review. *J. Appl. Ecol.* 12, 143–152.
- Adema, E.B., Grootjans, A.P., Petersen, J., Grijpstra, J., Erwin, B., Ab, P., 2002. Alternative stable states in a wet calcareous dune slack in The Netherlands Alternative stable states in a wet calcareous dune slack in The Netherlands. *J. Veg. Sci.* 13, 107–114.
- Airey Lauvaux, C., Skinner, C.N., Taylor, A.H., 2016. High severity fire and mixed conifer forest-chaparral dynamics in the southern Cascade Range, USA. *For. Ecol. Manage.* 363, 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.016>
- Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>
- Andrade, G., Calderón, G., Camargo- Ricalde, S.L., Grether, R., Hernández, H., Martínez-Bernal, A., Rico, L., Rzedowski, J., Sousa, M., 2007. Familia Leguminosae, Subfamilia Mimosideae. *Flora del bajío y Reg. adyacentes Fasciculo*, 348–515.
- Aronson, J., Alexander, S., 2013. Ecosystem restoration is now a global priority: Time to roll up our sleeves. *Restor. Ecol.* 21, 293–296. <https://doi.org/10.1111/rec.12011>
- Arriaga-Cabrera, L., Aguilar, V., Espinoza, J.M., 2009. Regiones prioritarias y planeación para la conservación de la biodiversidad, in: CONABIO (Ed.), *Capital Natural de México: Estado de Conservación y Tendencias de Cambio*. CONABIO, México, pp. 433–457. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432002000200006>
- Auslander, M., Nevo, E., Inbar, M., 2003. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *J. Arid Environ.* 55, 405–416. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00281-1](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00281-1)
- Badano, E., Pérez, D., Vergara, C.H., 2009. Love of nurse plants is not enough for restoring

- oak forests in a seasonally dry tropical environment. *Restor. Ecol.* 17, 571–576. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00530.x>
- Badano, E., Samour-Nieva, O.R., Flores, J., 2011. Emulating nurse plants to restore oak forests. *Ecol. Eng.* 37, 1244–1248. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.02.017>
- Badano, E., Samour-Nieva, O.R., Flores, J., Douterlungne, D., 2015. Microclimate and seeding predation as drivers of tree recruitment in human-disturbed oak forests. *For. Ecol. Manage.* 356, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.031>
- Bazzaz, F.A., 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems, in: Mooney, H.A., Godron, M. (Eds.), *Disturbance and Ecosystems: Components of Response*. Springer, Berlin, Alemania, pp. 259–275. https://doi.org/10.1007/978-3-642-69137-9_17
- Beisner, B.E., Haydon, D.T., Cuddington, K., 2003. Alternative stable states in ecology. *Front Ecol Env.* 1, 376–382.
- Belsky, A.J., Blumenthal, D.M., 1997. Review Soils Livestock Grazing of the on Forests. *Conserv. Biol.* 11, 315–327. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95405.x>
- Bennett, A.F., Radford, J.Q., Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biol. Conserv.* 133, 250–264. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.008>
- Bestelmeyer, B.T., Khalil, N.I., Peters, D.P.C., 2007. Does shrub invasion indirectly limit grass establishment via seedling herbivory? A test at grassland-shrubland ecotones. *J. Veg. Sci.* 18, 363–370. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2007\)18\[363:DSIILG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[363:DSIILG]2.0.CO;2)
- Binkley, D., Fisher, R., 2013. Ecology and management of forest soils, Cuarta Edi. ed, Ecology and management of forest soils. John Wiley & Sons, USA. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0391-5>
- Bizzari, L.E., Collins, C.D., Brudvig, L.A., Damschen, E.I., 2015. Historical agriculture and contemporary fire frequency alter soil properties in longleaf pine woodlands. *For. Ecol. Manage.* 349, 45–54. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.006>
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T., 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol. Conserv.* 141, 2251–2261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.016>
- Bonfil, C., 2006. Regeneration and Population Dynamics of *Quercus rugosa* at the Ajusco Volcano, Mexico, in: Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer, New York, p. 488.

- Borrelli, P., Oliva, G., 2001. Efectos de los animales sobre los pastizales, in: Borrelli, P., Oliva, G. (Eds.), *Ganadería Sustentable En La Patagonia Austral*. INTA Reg. Pat. Sur., pp. 99–128.
- Briske, D.D., 1996. Strategies of Plant Survival in Grazed Systems : A Functional Interpretation, in: Hodgson, J., Illius, A.W. (Eds.), *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, pp. 37–67.
- Brudvig, L.A., Grman, E., Habeck, C.W., Orrock, J.L., Ledvina, J.A., 2013. Strong legacy of agricultural land use on soils and understory plant communities in longleaf pine woodlands. *For. Ecol. Manage.* 310, 944–955. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.053>
- Cain, S., 1935. Studies on Virgin Hardwood Forest : III . Warren ' s Woods , A Beech-Maple Climax Forest in Berrien County , Michigan. *Ecology* 16, 500–513.
- Calderón, G., Rzedowski, J., *et al.*, 2005. Flora fanerogámica del Valle de México, Segunda Ed. ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán.
- Cantlon, J.E., 1953. Vegetation and Microclimates on North and South Slopes of Cushetunk Mountain , New Jersey. *Ecol. Monogr.* 23, 241–270.
- Carpenter, S., Ludwig, D., Brock, W.A., 1999. Management of Eutrophication for Lakes Subject to Potentially Irreversible Change. *Ecol. Appl.* 9, 751–771.
- Casas, R., González-Elizondo, S., Tena-Flores, J.A., 1995. Estructura y tendencias sucesionales en vegetación de clima templado semi-seco en Durango, México. *Madroño* 42, 501–515.
- Castillo-Lara, P., 2007. Evolución reciente y estado actual de la vegetación del área natural protegida Sierra de Álvarez, S. L. P. Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Ceccon, E., Barrera-Cataño, J., Aronson, J., Martínez-Garza, C., 2015. The socioecological complexity of ecological restoration in Mexico 23, 331–336. <https://doi.org/10.1111/rec.12228>
- CEDEM, 2000. Municipio de San Nicolas Tolentino [WWW Document]. URL <http://www.sannicolasslp.gob.mx/>
- Céspedes-Flores, S.E., Moreno-Sánchez, E., 2010. Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investig. Ambient.* 2, 5–13.
- Challenger, A., Soberón, J., 2008. Los ecosistemas terrestres, in: *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de La Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la, México, pp. 87–108.

- Chandler, J.R., Haeussler, S., Hamilton, E.H., Feller, M., Bradfield, G., Simard, S.W., 2017. Twenty years of ecosystem response after clearcutting and slashburning in conifer forests of central British Columbia, Canada. *PLoS One* 12, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172667>
- Chapin, S., Matson, P., Mooney, H., 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Chazdon, R.L., 2017. Landscape Restoration, Natural Regeneration, and the Forests of the Future. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 102, 251–257. <https://doi.org/10.3417/2016035>
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd Editio. ed, *PRIMER-E*:Plymouth. United Kingdom. <https://doi.org/1>
- Clements, F., 1936. Nature and Structure of the Climax. *J. Ecol.* 24, 252–284. <https://doi.org/10.1007/s10734-007-9058-4>
- Clewell, A., Aronson, J., 2013. *Ecological Restoration, Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*, Second. ed. IslandPress, Washington, DC.
- CONABIO, 2012. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad [WWW Document]. Unidades Manejo para el Aprovech. Sustentable la Vida Silv. URL http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/region/biotic/umas05gw
- CONAFOR, 2013. Programa Nacional Forestal 2013 - 2018. México.
- CONAFOR, 2009. Restauración de ecosistemas forestales. Guía básica para comunicadores, Coordinación de Conservación y Restauración. México.
- Connell, J., Slatyer, R., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and their Role in Community Stability and Organization. *Am. Nat.* 111, 1119–1144.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* (80-.). 199, 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Cooper, W., 1913. The Climax Forest of Isle Royale, Lake Superior, and Its Development. *I. Bot. Gaz.* 55, 1–44.
- Dahlgren, R.A., Singer, M.J., Huang, X., 1997. Oak Tree and Grazing Impacts on Soil Properties and Nutrients in a California Oak Woodland. *Biogeochemistry* 39, 45–64.
- Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R.S., Pausas, J.G., 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecol. Lett.* 19, 12–19. <https://doi.org/10.1111/ele.12537>

- DeClerck, F.A.J., Chazdon, R., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., Ramos, Z., 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biol. Conserv.* 143, 2301–2313. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>
- Douterlungne, D., Cortés Martínez, G.M., Badano, E.I., Flores Cano, J.A., Flores Rivas, J.D., 2018. Restoring oak forests on bare ground using topsoil translocation. *Ecol. Eng.* 120, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.05.036>
- Dublin, H., Sinclair, A.R., McGlade, J., 1990. Elephants and Fire as Causes of Multiple Stable States in the Serengeti-Mara Woodlands. *J. Anim. Ecol.* 59, 1147–1164.
- Dufour-Dror, J.M., 2007. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecologica* 31, 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.11.003>
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002. Irreversible Impact of past Land Use on Forest Soils and Biodiversity. *Ecology* 83, 2978–2984.
- Dyer, C., 2014. New names for the African Acacia species in *Vachellia* and *Senegalia*. *South. For. a J. For. Sci.* 76, iii–iii. <https://doi.org/10.2989/20702620.2014.980090>
- Ellis, E.C., 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.* 369, 1010–1035. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0331>
- Escudero, A., Gavilan, R., Rubio, A., 1994. Una breve revisión de técnicas de análisis multivariantes aplicables en Fitosociología. *Bot. Complut.* 19, 9–38. <https://doi.org/>
- Facelli, J., 1994. Multiple Indirect Effects of Plant Litter Affect the Establishment of Woody Seedlings in Old Fields. *Ecology* 75, 1727–1735.
- FAO, 2014. *Uso de la Tierra* [WWW Document]. Food Agric. Organ. United Nations. URL <http://www.fao.org/faostat/es/#data/EL/visualize>
- FAO, 2012. *El estado de los bosques del mundo*, 10 edición. ed, FAO. Roma. <https://doi.org/10.1177/030981689305100109>
- Ferguson, B.G., Vandermeer, J., Morales, H., Griffith, D.M., 2003. Post-Agricultural Succession in El Petén, Guatemala. *Conserv. Biol.* 17, 818–828.
- Fetcher, N., Oberhauer, S.F., Strain, B.R., 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *Int. J. Biometeorol.*
- Flinn, K.M., Marks, P.L., 2007. Agricultural legacies in forest environments: Tree communities, soil properties, and light availability. *Ecol. Appl.* 17, 452–463. <https://doi.org/10.1890/05-1963>
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post agricultural

- landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3, 243–250. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0243:ROFPCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0243:ROFPCI]2.0.CO;2)
- Flinn, K.M., Vellend, M., Marks, P.L., 2005. Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *J. Biogeogr.* 32, 439–452. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01198.x>
- Flores-Cano, J.A., 2007. Análisis de gradiente y dinámica sucesional de bosques de encino (*Quercus*) en las Sierras Madre Oriental y Occidental de México. Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Flores-Mata, G., Jiménez-López, J., Madrigal-Sánchez, X., Moncayo-Ruíz, F., Takaki-Takaki, F., 1971. Memorial del Mapa: Tipos de Vegetación de la República Mexicana. Secretaria de Recursos Hidráulicos, México.
- Flores, L., Alcalá, J.R., 2010. Manual de Procedimientos Analíticos, Laboratorio de Física de Suelos.
- Foley, J. a, Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E. a, Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J. a, Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* (80-.). 309, 570–4. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Folke, C., Carpenter, S.R., Walker, B., Scheffer, M., Chapin, T., Rockström, J., 2010. Resilience thinking: Integrating resilience, adaptability and transformability. *Ecol. Soc.* 15. <https://doi.org/10.5751/ES-03610-150420>
- Ford, A., 2008. Dominant Plants Of The Maya Forest And Gardens Of El Pilar: Implications For Paleoenvironmental Reconstructions. *J. Ethnobiol.* 28, 179–199. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-28.2.179>
- Forman, R.T.T., 2014. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions (1995), in: Ndubisi, F. (Ed.), *The Ecological Design and Planning Reader*. IslandPress, Washington, DC, pp. 217–234. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-491-8>
- García-Barrios, L., González-Espinosa, M., 2004. Change in oak to pine dominance in secondary forests may reduce shifting agriculture yields: Experimental evidence from Chiapas, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 389–401. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.08.013>
- García-Hernández, M. de los Á., López-Barrera, F., Vásquez-Reyes, V.M., 2016. Microhabitat affects acorn removal in three sympatric and endangered Neotropical oak species. *Ecol. Res.* 31, 343–351. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1342-2>
- García-Sánchez, F., Aguirre-Rivera, J., 2011. Guía de campo para la identificación de los

- arboles de Sierra de Álvarez, S.L.P. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.
- Gaviño-De la Torre, G., Juárez-López, C., Figuero-Tapia, H., 1980. *Técnicas Biológicas Selectas de Laboratorio y Campo*, Primera Ed. ed. LIMUSA, Mexico, D.F.
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity, in: Hecht, M., Wallace, B., Prance, G. (Eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, p. 763.
- Gleason, H.A., 1939. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Am. Midl. Nat.* 21, 92–110.
- González-Elizondo, M.S., González-Elizondo, M., López-Enriquez, I.L., Tena-Flores, J.A., Márquez-Linares, M.A., 2005. Cambios y tendencias sucesionales en ecosistemas de Durango. *vid supra* 1.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., Gaytán-Guzmán, P., 1991. Secondary succession in disturbed Pinus-Quercus forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *J. Veg. Sci.* 2, 351–360. <https://doi.org/10.2307/3235927>
- González-Hidalgo, C.J., Bonet, A., Echeverría, M.T., 1996. Efecto de la orientación de la ladera sobre algunas comunidades arbustivas del semiárido central de la depresión del Ebro. *Mediterranea* 15, 21–31.
- González-Salvatierra, C., Badano, E.I., Flores, J., Rodas, J.P., 2013. Shade shelters increase survival and photosynthetic performance of oak transplants at abandoned fields in semi-arid climates. *J. For. Res.* 24, 23–28. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0321-5>
- González-Hernández, M.P., Silva-Pando, F.J., 1996. Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest (northwest Spain). *For. Ecol. Manage.* 88, 65–70. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03810-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03810-8)
- Griscom, H.P., Griscom, B.W., Ashton, M.S., 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restor. Ecol.* 17, 117–126. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00342.x>
- Guevara, S., Moreno-Casola, P., 2008. El dilema de los recursos naturales : La ganadería en el Trópico de México. *Asoc. Cent. Estud. y Coop. para Am. Lat.* 29, 9–23.
- Guo, H., Wang, X.A., Zhu, Z.H., Wang, S.X., Guo, J.C., 2011. Seed and microsite limitation for seedling recruitment of *Quercus wutaishanica* on Mt. Ziwuling, Loess Plateau, China. *New For.* 41, 127–137. <https://doi.org/10.1007/s11056-010-9215-y>
- Hampe, A., García-Castaño, J.L., Schupp, E.W., Jordano, P., 2008. Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees. *J. Ecol.* 96, 668–678. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01364.x>

- Hernández-Vargas, G., Sánchez-Velásquez, L., Carmona-Valdovinos, T., Cuevas-Guzmán, R., 2000. Efecto de la ganadería extensiva sobre la regeneración arbórea de los bosques de la Sierra de Manantlán. *Madera y Bosques* 6, 13–28.
- Hobbs, R.J., 2007. Setting effective and realistic restoration goals: Key directions for research. *Restor. Ecol.* 15, 354–357. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00225.x>
- Hobbs, R.J., Norton, D. a, 1996. Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restor. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x>
- Hobbs, R.J., Suding, K.N., 2007. Background: Concepts and models, in: Hobbs, R.J., Suding, K.N., Society for Ecological Restoration International (Eds.), *New Models for Ecosystem Dynamics and Restoration*. SER and IslandPress.
- Holland, P.G., Steyn, D.G., 1975. Vegetational Responses to Latitudinal Variations in Slope Angle and Aspect. *J. Biogeogr.* 2, 179. <https://doi.org/10.2307/3037989>
- Holmgren, M., 2002. Exotic herbivores as drivers of plant invasion and switch to ecosystem alternative states. *Biol. Invasions* 4, 25–33. <https://doi.org/10.1023/A:1020535628776>
- INEGI, 2015. Anuario Estadístico y Geográfico de los Estados Unidos Mexicanos 2014 [WWW Document]. URL http://sina.conagua.gob.mx/sina/index_jquery-mobile2.html?tema=usoSuelo
- INEGI, 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos San Nicolás Tolentino, San Luis Potosí. Mexico, D.F.
- INEGI, 2007. Carta Edafologica, escala 1:250000 [WWW Document]. Mapa Digit. México. URL <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/>
- INEGI, 1988. Carta geologica, escala 1:25000, [WWW Document]. URL <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/geologia/default.aspx>
- Institute World Resources, 2014. Initiative 20x20 Restoring Degraded Land in Latin America and the Caribbean [WWW Document]. URL <https://www.wri.org/resources/data-visualizations/infographic-initiative-20x20-restoring-degraded-land-latin-america-and>
- IPBES, 2018. Thematic assessment on land degradation and restoration [WWW Document]. Plataforma Intergub. Científico-Normativa sobre Divers. Biológica y Serv. los Ecosistemas. URL <https://www.ipbes.net/deliverables/3bi-land-degradation>
- Itoh, A., 1995. Effects of Forest Floor Environment on Germination and Seedling Establishment of Two Bornean Rainforest Emergent Species. *J. Trop. Ecol.* 11, 517–527.
- IUCN, 2018. The Bonn Challenge [WWW Document]. Unión Int. para la Conserv. la Nat. URL <https://www.iucn.org/theme/forests/our-work/forest-landscape-restoration/bonn->

challenge

- IUCN, 2012. Jeju declaration [WWW Document]. Unión Int. para la Conserv. la Nat. URL https://cmsdata.iucn.org/downloads/jeju_declaration_original.pdf
- Jiménez, L.S., Mezquida, E.T., Benito-Capa, M., Rubio-Sánchez, A., 2008. Fertilidad Del Suelo De Bosques Tropicales Y Pastizales De Uso Ganadero En El Sur Del Ecuador. *Cuad. la Soc. Española Ciencias For.* 25, 241–245.
- Jimenez, R.R., Ladha, J.K., 1993. Automated elemental analysis: A rapid and reliable but expensive measurement of total carbon and nitrogen in plant and soil samples. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 24, 1897–1924. <https://doi.org/10.1080/00103629309368926>
- Jordan, D., Ponder, F., Hubbard, V.C., 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Appl. Soil Ecol.* 23, 33–41. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00003-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00003-9)
- Kappelle, M., 2006. Neotropical Montane Oak Forests: Overview and Outlook, in: Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer, New York, p. 488.
- Kindt, R., Coe, R., 2005. *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*.
- Kissinger, G., Herold, M., De Sy, V., 2012. *Drivers of Deforestation and Forest Degradation: A Synthesis Report for REDD+ Policymakers*, A synthesis report for REDD+ Policymakers. Vancouver, Canada. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.01.001>
- Knowlton, N., 1992. Thresholds and Multiple Stable States in Coral Reef Community Dynamics. *Am. Zool.* 32, 674–682. <https://doi.org/10.1093/icb/32.6.674>
- Köhler, L., Hölscher, D., Leuschner, C., 2006. Above-Ground Water and Nutrient Fluxes in Three Successional Stages of Costa Rican Montane Oak Forest with Contrasting Epiphyte Abundance, in: Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer, New York, pp. 285–295.
- Lamb, D., Gilmour, D., 2003. *Rehabilitation and Restoration of Degraded Forests, Restoration Ecology*. IUNC, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and WWF, Gland, Switzerland, United Kingdom. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00073.x>
- Legendre, P., 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *J. Plant Ecol.* 1, 3–8. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtm001>
- Li, Q., Ma, K., 2003. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz. under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *For. Ecol. Manage.* 176, 133–146. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00274-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00274-8)

- Lindig-Cisneros, R., Blanco-García, A., Sáenz-Romero, C., Alvarado-Sosa, P., Alejandre-Melena, N., 2007. Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de Estados y transiciones. *Boletín la Soc. Botánica México Sup*, 25–31.
- López-Barrera, F., González-Espinosa, M., 2001. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New For.* 21, 59–70. <https://doi.org/10.1023/a:1010623403834>
- López-Barrera, F., Manson, R.H., González-Espinosa, M., Newton, A.C., 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landsc. Ecol.* 22, 189–203. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9020-3>
- López-Barrera, F., Martínez-Garza, C., Ceccon, E., 2017. Ecología de la restauración en México: estado actual y perspectivas. *Rev. Mex. Biodivers.* 88, 97–112. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.001>
- López-Barrera, F., Newton, A., Manson, R., 2005. Edge effects in a tropical montane forest mosaic: Experimental tests of post-dispersal acorn removal. *Ecol. Res.* 20, 31–40. <https://doi.org/10.1007/s11284-004-0016-7>
- López-Gómez, A.M., Williams-Linera, G., 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetale. *Boletín la Soc. Botánica México* 7–15.
- López-Sánchez, A., Schroeder, J., Roig, S., Sobral, M., Dirzo, R., 2014. Effects of cattle management on oak regeneration in northern Californian Mediterranean oak woodlands. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105472>
- Loydi, A., Lohse, K., Otte, A., Donath, T.W., Eckstein, R.L., 2014. Distribution and effects of tree leaf litter on vegetation composition and biomass in a forest-grassland ecotone. *J. Plant Ecol.* 7, 264–275. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt027>
- Lucas, P.W., Turner, I.M., Dominy, N.J., Yamashita, N., 2000. Mechanical defences to herbivory. *Ann. Bot.* 86, 913–920. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1261>
- Luna-Jose, A., Montalvo-Espinosa, L., Rendón-Aguilar, B., 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México.
- Lutz, H.J., 1930. Effect of cattle grazing on vegetation of a virgin forest in Northwestern Pennsylvania. *J. Agric. Res.* 41, 561–570.
- Mack, M.C., Antonio, C.M.D., Ley, R.E., 2001. Alteration of Ecosystem Nitrogen Dynamics by Exotic Plants: A Case Study of C4 Grasses in Hawaii. *Ecol. Appl.* 11, 1323–1335.
- Magnuszewski, P., Ostasiewicz, K., Chazdon, R., Salk, C., Pajak, M., Sendzimir, J., Andersson, K., 2015. Resilience and alternative stable states of tropical forest

- landscapes under shifting cultivation regimes. *PLoS One* 10, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137497>
- Malhi, Y., Gardner, T. a., Goldsmith, G.R., Silman, M.R., Zelazowski, P., 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39, 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>
- Måren, I.E., Karki, S., Prajapati, C., Yadav, R.K., Shrestha, B.B., 2015. Facing north or south: Does slope aspect impact forest stand characteristics and soil properties in a semiarid trans-Himalayan valley? *J. Arid Environ.* 121, 112–123. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.06.004>
- Márquez-Linares, M.A., Treviño, E.J., Jurado, E., 2005. Reemplazo de áreas arboladas por chaparrales y comunidades herbáceas en el período 1970-2000 en una microcuenca de Durango , México Replacement of forested areas by chaparral and herbaceous communities during 1970-2000 at a microbasin in Durango , Mexico. *Investig. Geográficas, Boletín del Inst. Geogr. UNAM* 54–65.
- Martínez y Díaz de Salas, M., Hernández-Sandoval, L., Pantoja-Hernández, Y., Gómez-Sánchez, M., Bárcenas-Luna, R., Cabrera-Luna, A., 2017. Guía ilustrada de la flora del Valle de Querétaro, Primera ed. ed. Universidad Autónoma de Querétaro, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Querétaro, México.
- May, R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269, 471–477. <https://doi.org/10.1038/269471a0>
- Miceli-Méndez, C., Ferguson, B.G., Ramírez-Marcial, N., 2008. Seed Dispersal by Cattle: Natural History and Applications to Neotropical Forest Restoration and Agroforestry, in: Myster, R. (Ed.), *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, New York, pp. 165–190.
- Milton, S., Dean, W.R.J., Plessis, M. a, Siegfried, W.R., Plessis, M. a, 1994. A Conceptual Model of Arid Rangeland Degradation. *Bioscience* 44, 70–76.
- Milton, S.J., Hoffman, M.T., 1994. The application of state-and-transition models to rangeland research and management in arid succulent and semi-arid grassy Karoo, South Africa. *African J. Range Forage Sci.* 11, 18–26. <https://doi.org/10.1080/10220119.1994.9638349>
- Miranda, F., Hernández, E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. la Soc. Botánica México* 29–179. <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno, C.E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad, M&T - Manuales y Tesis SEA. M&T - Manuales y Tesis SEA, Zaragoza, España. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103709>

- Moris, J. V., Vacchiano, G., Ascoli, D., Motta, R., 2017. Alternative stable states in mountain forest ecosystems: the case of European larch (*Larix decidua*) forests in the western Alps. *J. Mt. Sci.* 14, 811–822. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4328-1>
- Murcia, C., Guariguata, M.R., Andrade, Á., Andrade, G.I., Aronson, J., Escobar, E.M., Etter, A., Moreno, F.H., Ramírez, W., Montes, E., 2015. Challenges and Prospects for Scaling-up Ecological Restoration to Meet International Commitments: Colombia as a Case Study. *Conserv. Lett.* 9, 213–220. <https://doi.org/10.1111/conl.12199>
- Nixon, K.C., 2006. Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (Genus *Quercus*) and Oak Forests, in: Kappelle, M. (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Springer, New York, p. 488. <https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7>
- NOM-021-SEMARNAT-2000, n.d. ESPECIFICACIONES DE FERTILIDAD, SALINIDAD Y CLASIFICACIÓN DE SUELOS, ESTUDIO, MUESTREO Y ANÁLISIS, Diario oficial de la Federación.
- Nyström, M., Folke, C., Moberg, F., 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 413–417. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01948-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01948-0)
- Odion, D.C., Moritz, M.A., Dellasala, D.A., 2010. Alternative community states maintained by fire in the Klamath Mountains, USA. *J. Ecol.* 98, 96–105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01597.x>
- Oksanen, J., Blanchet, Guillaume Friendly, M., Roeland, K., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O’Hara, R.B., Simpson, L.G., Solymos, P., H. Stevens, M.H., Wagner, H., Szocs, E., 2017. *vegan: Community Ecology Package*.
- Olano, J.M., Caballero, I., Loidi, J., Escudero, A., 2005. Prediction of plant cover from seed bank analysis in a semi-arid plant community on gypsum. *J. Veg. Sci.* 16, 215–222. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02358.x>
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D’amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. *Bioscience* 51, 933. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Olvera-Vargas, M., Moreno-Gómez, S., Figueroa-Rangel, B., 1996. *Sitios Permanentes Para la Investigación Silvícola. Manual para su establecimiento*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- ONU, 2018. *New York Declaration on Forests [WWW Document]*. Organ. las Nac. Unidas.

URL <http://www.undp.org/content/undp/en/home/ourwork/sustainable-development/natural-capital-and-the-environment/biodiversity-and-ecosystems-management/new-york-declaration-on-forests.html>

ONU, 2015a. World population prospects. New York, USA.

ONU, 2015b. Agenda para el desarrollo sostenible post-2015 [WWW Document]. URL <http://www.mx.undp.org/content/mexico/es/home/post-2015/sdg-overview.html>

Ostfeld, R., Jones, C., Wolff, J., 1996. Of mice and mast: ecological connections in eastern deciduous forests. *Bioscience* 46, 323–330. <https://doi.org/10.2307/1312946>

Palmer, M., 1990. The Estimation of Species Richness by Extrapolation. *Ecology* 71, 1195–1198.

Papachristou, T.G., Platis, P.D., Nastis, A.S., 2005. Foraging behaviour of cattle and goats in oak forest stands of varying coppicing age in Northern Greece. *Small Rumin. Res.* 59, 181–189. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2005.05.006>

Peguero-Gutiérrez, G., 2012. Colonization and Persistence of *Acacia pennatula* in Transformed Tropical Dry Forests: The role of disturbances and biotic interactions. Universidad Autónoma de Barcelona.

Pérez-Ramos, I., Urbietta, I., Marañón, T., Zavala, M.A., Kobe, R.K., 2008. Seed Removal in Two Coexisting Oak Species: Ecological Consequences of Seed Size, Plant Cover and Seed-Drop Timing. *Oikos* 117, 1386–1396.

Phillips, J.D., 2011. Predicting modes of spatial change from state-and-transition models. *Ecol. Modell.* 222, 475–484. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.018>

Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J., 2009. Ever since Clements: From succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Appl. Veg. Sci.* 12, 9–21. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01019.x>

Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics, in: Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds.), *Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction*. Academic Press, INC., Londres, pp. 3–9. <https://doi.org/10.2134/jeq1987.00472425001600030019x>

Plieninger, T., Schaich, H., Kizos, T., 2011. Land-use legacies in the forest structure of silvopastoral oak woodlands in the Eastern Mediterranean. *Reg. Environ. Chang.* 11, 603–615. <https://doi.org/10.1007/s10113-010-0192-7>

Posada, J.M., Mitche, T., Cavelier, J., 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restor. Ecol.* 8, 370–379. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80052.x>

- Prach, K., Marrs, R., Pyšek, P., van Diggelen, R., 2007. Manipulation of Succession, in: Linking Restoration and Ecological Succession. pp. 121–145.
- Prach, K., Walker, L.R., 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends Ecol. Evol.* 26, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.007>
- Pulsford, S.A., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A., 2016. A succession of theories: Purging redundancy from disturbance theory. *Biol. Rev.* 91, 148–167. <https://doi.org/10.1111/brv.12163>
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing.
- Ramankutty, N., Mehrabi, Z., Waha, K., Jarvis, L., Kremen, C., Herrero, M., Rieseberg, L.H., 2018. Trends in Global Agricultural Land Use: Implications for Environmental Health and Food Security. *Annu. Rev. Plant Biol.* 69, 1–27. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040256>
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., García-Maya, E., 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. *Agrociencia* 30, 249–257.
- Ramirez-Marcial, N., Gonzalez-Espinosa, M., Williams-Linera, G., 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 154, 311–326. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00639-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00639-3)
- Ramos-Palacios, R., Orozco-Segovia, A., Sánchez-Coronado, M.E., Barradas, V., 2012. Vegetative propagation of native species potentially useful in the restoration of Mexico City's vegetation. *Rev. Mex. Biodivers.* 83, 809–816. <https://doi.org/10.7550/rmb.21610>
- Rapport, D.J., Whitford, W.G., 1989. How ecosystems respond to stress: Common properties of arid and aquatic system. *Bioscience* 49, 193–203. <https://doi.org/10.2307/1313509>
- Ratajczak, Z., D'Odorico, P., Collins, S.L., Bestelmeyer, B.T., Isbell, F.I., Nippert, J.B., 2017. The interactive effects of press/pulse intensity and duration on regime shifts at multiple scales. *Ecol. Monogr.* 87, 198–218. <https://doi.org/10.1002/ecm.1249>
- Reiners, W.A., Bouwman, A.F., Parsons, W.F.J., Keller, M., 1994. Tropical Rain Forest Conversion to Pasture : Changes in Vegetation and Soil Properties. *Ecol. Appl.* 4, 363–377.
- Ribeiro-Palacios, M., Huber-Sannwald, E., García-Barrios, L., Peña-De Paz, F., Carrera-Hernández, J., Galindo-Mendoza, M. de G., 2013. Landscape diversity in a rural territory: Emerging land use mosaics coupled to livelihood diversification. *Land use policy* 30, 814–824. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.06.007>
- Rubio-Delgado, L., Ramírez-Marcial, N., Castellanos-Albores, J., 2002. Distribución y

- regeneración de *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth. en bosques perturbados del norte de Chiapas, México. *Brenesia* 57–58, 67–84.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México, 1era Edici. ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la, México. <https://doi.org/10.2307/1219727>
- Rzedowski, J., 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mex.* 47–64.
- Rzedowski, J., 1961. Vegetación del estado de San Luis Potosi. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sabás-Rosales, J.L., Sosa-Ramírez, J., Luna-Ruiz, J.D.J., 2015. Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Bot. Sci.* 93, 881–897. <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Saccone, P., Pyykkonen, T., Eskelinen, A., Virtanen, R., 2014. Environmental perturbation, grazing pressure and soil wetness jointly drive mountain tundra toward divergent alternative states. *J. Ecol.* 102, 1661–1672. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12316>
- Sánchez-Colón, S., Martínez-Flores, A., Cruz-Leyva, A., Velázquez, A., 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, in: CONABIO (Ed.), *Capital Natural de México, Vol. II : Estado de Conservacion y Tendencias de Cambio.* CONABIO, México, pp. 75–129.
- Sánchez, F.G., Rivera, J.R.A., Díaz, J.V.& Pérez, J.G., 1999. Contribución al conocimiento florístico de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Polibotánica* 73–103.
- Savadogo, P., Sawadogo, L., Tiveau, D., 2007. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 80–92. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.002>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. a, Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–6. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* 18, 648–656. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.002>
- Schröder, a, Persson, L., De Roos, a M., 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos* 110, 3–19. <https://doi.org/DOI 10.1111/j.0030-1299.2005.13962.x>
- Seekell, D.A., Cline, T.J., Carpenter, S.R., Pace, M.L., 2013. Evidence of alternate attractors from a whole-ecosystem regime shift experiment. *Theor. Ecol.* 6, 385–394. <https://doi.org/10.1007/s12080-013-0183-7>

- Segerström, U., Emanuelsson, M., 2002. Extensive forest and hay-making on mires - vegetation changes in south-central Sweden due to land use since Medieval times. *Veg. Hist. Archaeobot.* 11, 181–190.
- SEMARNAT, 2011. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. México.
- SER, 2004. Principios de SER International sobre la restauración ecológica, Society for Ecological Restoration (SER).
- Shaw, M.W., 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: II. Acorn losses and germination under field conditions. *J. Ecol.* 56, 647–660. <https://doi.org/10.2307/2258097>
- Singh, S.P., Barbier, E.B., 1996. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environ. Conserv.* 24, 1–2. <https://doi.org/10.1017/S0376892998000010>
- Sistema Nacional de Información Forestal, 2012. *Acacia farnesiana* (L.) Willd., Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). https://doi.org/10.1007/978-0-387-70638-2_12
- SMN, 2010. Información Climatologica por Estado [WWW Document]. Sistema Meteorológico Nacional. URL <http://200.4.8.23/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=slp>
- Sousa, W., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 353–391.
- Steffen, W., Crutzen, P.J., McNeill, J.R., 2007. The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature? *Ambio* 36, 614–621. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36\[614:TAAHNO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[614:TAAHNO]2.0.CO;2)
- Stromayer, K., Warren, R., 1997. Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable state in forest plant communities? *Wildl. Soc. Bull.* 25, 227–234.
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol. Evol.* 19, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>
- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16, 284–307.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T., Halle, S., 2004. *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*, Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice. IslandPress, Society for Ecological Restoration International, USA. <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>

- Thompson, I., 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Rev. Int. Silv. e Ind. For.* 62, 25–30. <https://doi.org/ISSN 0251-1584>
- Thompson, J., Carpenter, D., Cogbill, C., Foster, D., 2013. Four Centuries of Change in Northeastern United States Forests. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072540>
- Tolvanen, A., Aronson, J., 2016. Ecological restoration , ecosystem services, and land use: a European perspective. *Ecol. Soc.* 21, 47.
- Torres, I., Pérez, B., Quesada, J., Viedma, O., Moreno, J.M., 2016. Forest shifts induced by fire and management legacies in a *Pinus pinaster* woodland. *For. Ecol. Manage.* 361, 309–317. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.027>
- Trejo, I., Dirzo, R., 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodivers. Conserv.* 11, 2048–2063.
- Tripathi, R.S., Khan, M.L., 1990. Effects of Seed Weight and Microsite Characteristics on Germination and Seedling Fitness in Two Species of *Quercus* in a Subtropical Wet Hill Forest. *Oikos* 57, 289–296. <https://doi.org/10.2307/3565956>
- Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., de Ruiter, P.C., van der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob. Chang. Biol.* 21, 973–985. <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- Valencia, A., 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 33–53.
- van de Koppel, J., Rietkerk, M., Weissing, F.J., 1997. Degradation in Terrestrial Grazing Systems. *Trends Ecol. Evol.* 12, 352–356.
- Van de Wouw, P., Echeverría, C., Rey-Benayas, J.M., Holmgren, M., 2011. Persistent acacia savannas replace Mediterranean sclerophyllous forests in South America. *For. Ecol. Manage.* 262, 1100–1108. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.009>
- van der Valk, A.G., 2014. From Formation to Ecosystem: Tansley’s Response to Clements’ Climax. *J. Hist. Biol.* 47, 293–321. <https://doi.org/10.1007/s10739-013-9363-y>
- van der Wai, R., 2006. Do Herbivores Cause Habitat Degradation or Vegetation State Transition ? Evidence from the Tundra. *Oikos* 114, 177–186.
- Veblen, T., 1992. Plant Succession: Theory and Prediction., in: Tallis, J.H., Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (Eds.), *Plant Succession: Theory and Prediction.* Chapman and Hall, Londres, p. 830. <https://doi.org/10.2307/2261684>

- Walker, L.R., Walker, J., del Moral, R., 2007. Forging a New Alliance Between Succession and Restoration, in: *Linking Restoration and Ecological Succession*. pp. 1–7.
- Warman, L., Moles, A.T., 2009. Alternative stable states in Australia’s Wet Tropics: A theoretical framework for the field data and a field-case for the theory. *Landsc. Ecol.* 24, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9285-9>
- Wassie, A., Sterck, F.J., Teketay, D., Bongers, F., 2009. Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests of Ethiopia. *For. Ecol. Manage.* 257, 765–772. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.032>
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, N., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manag.* 42, 266–274. <https://doi.org/10.2307/3899492>
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536–538.
- Whittaker, R.H.I., 1953. A Consideration of Climax Theory : The Climax as a Population and Pattern. *Ecol. Monogr.* 23, 41–78.
- Wood, S.W., Bowman, D.M.J.S., 2012. Alternative stable states and the role of fire-vegetation-soil feedbacks in the temperate wilderness of southwest Tasmania. *Landsc. Ecol.* 27, 13–28. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9677-0>
- Woods, W.I., McCann, J.M., 1999. The Anthropogenic Origin and Persistence of Amazonian Dark Earths. *Yearb. Conf. Lat. Am. Geogr.* 25, 7–14. <https://doi.org/10.2307/25765871>
- Yesilonis, I., Szlavecz, K., Pouyat, R., Whigham, D., Xia, L., 2016. Historical land use and stand age effects on forest soil properties in the Mid-Atlantic US. *For. Ecol. Manage.* 370, 83–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.046>
- Zahawi, R.A., Augspurger, C.K., 1999. Early plant succession in abandone pastures. *Biotropica* 31, 540–552.
- Zavala, F., 2001. *Introducción a la Ecología de la Regeneración Natural de Encinos*. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Zuur, A., Ieno, E., Smith, G., 2007. Principal coordinate analysis and non-metric multidimensional scaling, in: Zuur, A., Ieno, E., Smith, G. (Eds.), *Analysing Ecological Data*. Springer, New York, pp. 259–261.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., Smith, G., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, USA.
- Zweig, C.L., Kitchens, W.M., 2009. Multi-state succession in wetlands: A novel use of state and transition models. *Ecology* 90, 1900–1909. <https://doi.org/10.1890/08-1392.1>

ANEXOS

Anexo 1. Entrevista realizada a personas relacionadas con el manejo actual y pasado del sitio de estudio.



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y
TECNOLÓGICA, A. C.**

**TESIS “CAMBIO DE VEGETACIÓN EN ENCINARES DE CLIMA
TEMPLADO POR EL IMPACTO DE LA ACTIVIDAD AGRÍCOLA Y
GANADERA”**

La razón por la que queremos aplicar esta encuesta es para conocer cómo es que se llevan a cabo las distintas actividades dentro de las parcelas muestreadas tanto en la actualidad como años atrás. Esta investigación pretende conocer de una manera más amplia los procesos que favorecen a que se presenten cambios de vegetación abruptos dentro de la propiedad.

Nombre del dueño:

1. ¿Ha tenido dueños anteriores el lugar?
2. ¿Es propiedad privada o ejidal?
3. ¿Cuántas vacas (o caballo, burros, borregos, cabras) tiene en ese sitio pastando?
4. ¿Desde hace cuánto tiempo tiene que se dedica el área al pastoreo?
5. ¿Siempre han sido la misma cantidad de vacas (o borregos, cabras, caballos) las que se han tenido en el sitio pastando o a veces menos o a veces más?
6. ¿Cuántos burros, caballos, borregos, cabras pastan junto con las vacas?
7. ¿En qué temporada del año pastan en el sitio las vacas?
8. ¿Cuánta extensión tiene más o menos el lugar donde pastorean las vacas?
9. ¿El ganado es para autoconsumo o lo venden?
10. ¿El lugar solo lo usa actualmente para el ganado o tiene alguna otra actividad?
11. ¿Desde hace cuánto más o menos que el lugar se usa para el ganado?
12. ¿Antes de usarse para el ganado para que se usaba el sitio?
13. ¿Cuánto tiempo se dedicó a ello (milpa)?
14. ¿Qué manejo llevaba la milpa (uso de maquinaria, uso de herbicidas, uso de insecticidas)?
15. ¿Qué recuerda usted que había en ese lugar antes de introducir ganado?

16. ¿Qué recuerda usted que había en ese lugar antes de que se presentará el matorral?
17. ¿Hace cuánto más o menos notaron que comenzó a formarse el matorral?
18. ¿A raíz de que evento usted cree que se inició a formar el matorral?
19. ¿Ha habido incendios en el sitio?
20. ¿Le prenden fuego ocasionalmente? ¿Cada cuándo?
21. ¿Cuál ha sido la frecuencia de incendios (cuantos y cada cuándo)?
22. ¿Qué uso le están dando al matorral? ¿Les sirve para leña?
23. ¿Podría describir el manejo que usted da a su parcela?
24. ¿Han intentado hacer “aclareos” para quitar los arbustos espinosos?
25. ¿Hace cuánto o cada cuando lo hacen?
26. ¿Qué es lo que le da de comer a sus vacas? ¿O comen lo que hay en el lugar?
27. De acuerdo a su experiencia, ¿Cuáles plantas son las que más les gusta comer al ganado?
28. De acuerdo a su experiencia, ¿Cuáles plantas son las que nunca son comidas por el ganado?
29. ¿Debajo de cuales árboles les gusta descansar al ganado?
30. De acuerdo a lo que usted ve, ¿Las vacas o los otros animales se comen las bellotas? ¿Qué otras semillas ha visto usted que consuman?
31. ¿Cuáles plantas emergen de los heces de las vacas
32. ¿Le gustaría tener más bosque/transición/matorral en su parcela?

Matorral secundario





Bosque de encino





Transición



Anexo 2. Explicación de cambios en taxonomía del género *Acacia*.

Dentro de la taxonomía se reportaron cambios en el género *Acacia*, por lo que actualmente las especies de este género han sido agrupadas en uno nuevo: el género *Vachellia* (Dyer, 2014). No obstante *Acacia*, sigue siendo una sinonimia reconocida. En este trabajo se mantuvo el género *Acacia* por ser el que se utiliza de manera generalizada, sin embargo, se reconoce los cambios en taxonomía que se han presentado, por lo que en el siguiente cuadro se resumen los nombres científicos nuevos, que le corresponderían a las especies registradas.

Nombre científico original	Nombre científico corregido
<i>Acacia sp.</i>	<i>Vachellia sp.</i>
<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Vachellia farnesiana</i>
<i>Acacia mammifera</i>	<i>Vachellia mammifera</i>
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Vachellia pennatula</i>

Anexo 3. Listado de especies únicas y compartidas por las tres comunidades vegetales detectadas dentro del sitio de estudio.

^a Especies únicas de bosque de encino

Árboles	Arbustos
<i>Quercus resinosa</i>	<i>Ageratina ligustrina</i>
<i>Quercus obtusata</i>	<i>Berberis gracilis</i>
<i>Cornus excelsa</i>	<i>Buddleja cordata</i>
	<i>Cestrum oblongifolium</i>

^b Especies únicas de matorral secundario

Árboles	Arbustos
	<i>Solanum erianthum</i>

^c Especies únicas de la comunidad transición

Árboles	Arbustos
	<i>Baccharis serratifolia</i>
	<i>Croton ciliatoglandulifer</i>
	<i>Agave</i> sp.

^d Especies compartidas por matorral secundario y bosque de encino

Árboles	Arbustos
<i>Crataegus rosei</i>	<i>Rhus aromatica</i>
<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Ageratina areolaris</i>
<i>Acacia</i> sp.	<i>Dodonaea viscosa</i>
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Ageratina</i> sp.
<i>Cercis canadensis</i>	<i>Dalea lutea</i>
<i>Litsea schaffneri</i>	<i>Bauhinia</i> sp.
<i>Opuntia tomentosa</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	<i>Vernonanthura liatroides</i>
<i>Senna septemtrionalis</i>	<i>Salvia</i> sp.
<i>Rhus pachyrrhachis</i>	<i>Stillingia zelayensis</i>
<i>Juniperus flaccida</i>	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>

^e Especies compartidas por matorral secundario y comunidad transición

Árboles	Arbustos
<i>Crataegus rosei</i>	<i>Rhus aromatica</i>
<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Ageratina areolaris</i>
<i>Acacia</i> sp.	<i>Dodonaea viscosa</i>
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Ageratina</i> sp.
<i>Cercis canadensis</i>	<i>Dalea lutea</i>
<i>Litsea schaffneri</i>	<i>Bauhinia</i> sp.
<i>Opuntia tomentosa</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	<i>Salvia</i> sp.
<i>Senna septemtrionalis</i>	<i>Stillingia zelayensis</i>
<i>Rhus pachyrrhachis</i>	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>
<i>Juniperus flaccida</i>	

^f Especies compartidas por bosque de encino y comunidad transición

Árboles	Arbustos
<i>Quercus affinis</i>	<i>Rhus aromatica</i>
<i>Cinnamomum salicifolium</i>	<i>Ageratina areolaris</i>
<i>Cornus disciflora</i>	<i>Dodonaea viscosa</i>
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Ageratina</i> sp.
<i>Cercis canadensis</i>	<i>Dalea lutea</i>
<i>Litsea schaffneri</i>	<i>Bauhinia</i> sp.
<i>Opuntia tomentosa</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	<i>Salvia</i> sp.
<i>Senna septemtrionalis</i>	<i>Stillingia zelayensis</i>
<i>Rhus pachyrrhachis</i>	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>
<i>Juniperus flaccida</i>	<i>Roldana aschenborniana</i>
<i>Quercus ariifolia</i>	<i>Karwinskia mollis</i>
<i>Quercus polymorpha</i>	<i>Cestrum</i> sp.
<i>Crataegus rosei</i>	<i>Forestiera reticulata</i>
<i>Quercus laeta</i>	
<i>Acacia</i> sp.	
<i>Acacia farnesiana</i>	
<i>Acacia mammifera</i>	
<i>Juglans mollis</i>	
<i>Lysiloma acapulcense</i>	
<i>Celtis laevigata</i>	.
<i>Yucca</i> sp.	

^g Especies compartidas por bosque de encino, matorral secundario y comunidad transición

Árboles	Arbustos
<i>Crataegus rosei</i>	<i>Rhus aromatica</i>
<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Ageratina areolaris</i>
<i>Acacia</i> sp.	<i>Dodonaea viscosa</i>
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Ageratina</i> sp.
<i>Cercis canadensis</i>	<i>Dalea lutea</i>
<i>Litsea schaffneri</i>	<i>Bauhinia</i> sp.
<i>Opuntia tomentosa</i>	<i>Amelanchier denticulata</i>
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	<i>Salvia</i> sp.

Senna septentrionalis

Rhus pachyrrhachis

Juniperus flaccida

Stillingia zelayensis

Mimosa aculeaticarpa

Vernonanthura liatroides
