



Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México

Effect of exclusion of livestock in two species of palatable shrubs of the Tehuacán Valley, Mexico

Elena Baraza^{1✉} y Alfonso Valiente-Banuet²

¹Departamento de Biología, Edificio Guillem Colom, Universidad de las Islas Baleares 07120 Mallorca, España.

²Laboratorio Ecología de Comunidades, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Circuito exterior s/n. 04510 México, D. F., México.

✉ elena.baraza@uib.es

Resumen. En numerosas zonas el pastoreo extensivo se ha visto como una amenaza para la conservación de la vegetación. Sin embargo, los herbívoros tienen un papel fundamental en el mantenimiento de los ecosistemas y sus efectos sobre las comunidades vegetales son complejos y específicos para cada zona. Por tanto, es necesario estudiar el efecto de estos herbívoros sobre cada tipo de vegetación. En el presente trabajo se analiza la respuesta a corto plazo, de 2 especies de matorral (*Bouvardia erecta* y *Justicia candicans*), una de ellas en estado crítico de conservación, a la exclusión de ganado mediante cercados. Los resultados muestran que en tan sólo unos meses, las plantas protegidas dentro de los cercados presentaron una mayor cobertura que las situadas fuera. Sólo *J. candicans* muestra una disminución en la inversión reproductora, mientras que para *B. erecta* no se encontró variación en el esfuerzo reproductivo entre plantas ramoneadas y las no ramoneadas, lo cual sugiere que esta especie, en cierto grado, está adaptada a ser consumida. Si bien, será necesario un seguimiento a largo plazo para poder analizar posibles cambios en las poblaciones de estas especies, este trabajo nos muestra el cambio potencial que puede sufrir la vegetación ante la eliminación del ganado.

Palabras clave: *Bouvardia erecta*, cabra doméstica, *Justicia candicans*, floración, tolerancia a la herbivoría, tamaño de planta.

Abstract. In many areas of the planet extensive grazing has been considered as a limitation to the conservation of vegetation. However, herbivores have a fundamental role in maintaining ecosystems and their effects on plant communities are complex and specific. Therefore, studies that analyzed the effect of these herbivores on vegetation are needed. In this study we analyze the response, in the short time, of 2 species of shrubs, one of them in critical state of conservation, to the exclusion of livestock with 3 enclosures. The results show that, in just a few months, the plants included in the enclosures were greater (major canopy area) than plants outside enclosures. However, only one of them shows a decline in reproductive investment while for the other we did not find changes in reproductive effort between plants grazed and not grazed. So we can consider that this shrub species is, to some degree, adapted to be consumed. It will require a long-term monitoring to analyze possible changes in these species population in livestock exclusion areas. However, results showed the potential changes that may occur to vegetation after livestock removal.

Key words: *Bouvardia erecta*, domestic goat, flowering, herbivory tolerance, *Justicia candicans*, plant size.

Introducción

Los herbívoros constituyen un elemento muy importante en la dinámica y funcionamiento básico de la vegetación (Russell et al., 2001); afectan la composición final de la comunidad vegetal, la productividad del ecosistema y el ciclo de nutrientes (Hobbs, 1996; Belsky y Blumenthal, 1997), dando lugar a efectos en cascada en las poblaciones de otros productores o consumidores (Baraza et al., 2007). En muchas zonas, los principales grandes herbívoros en la actualidad son animales domésticos de pastoreo extensivo,

y son ellos los que adquieren un importante papel modelador de la vegetación (Bridle y Kirkpatrick, 1999). Al igual que en ciertas zonas semiáridas de sur y centro América, en México, desde la colonización española, la ganadería extensiva de ganado caprino ha sido el principal proceso productivo mediante el cual las comunidades campesinas han logrado su subsistencia (Hernández et al., 2001). Sin embargo, además de sus beneficios económicos y sociales (Hernández, 2000; Lebbie, 2004), esta actividad humana ha sido considerada como una de las que más degradan la vegetación (Cardel et al., 1997; Esparza-Olguín et al., 2002). No obstante, aún son muy pocos los estudios que se han centrado en el análisis de los efectos tanto directos como

indirectos del pastoreo sobre determinados tipos de vegetación, en especial sobre los matorrales de zonas semiáridas de México (pero véase Osorno-Sánchez, 2005).

El principal impacto de los ungulados sobre los ecosistemas se deriva de la remoción de gran cantidad de tejidos vegetales (Rooney y Waller, 2003). La pérdida de tejido puede resultar en un efecto negativo directo sobre el crecimiento de la planta e indirecto alterando los procesos de producción de flores, polinización y producción de semillas viables (Mothershead y Marquis, 2000; Poveda et al., 2003; Parra-Tabla y Herrera 2010). Sin embargo, también han sido descritas especies cuya respuesta a la pérdida de tejido por herbívoros es una sobrecompensación con un aumento del crecimiento y la producción de flores, frutos y/o semillas respecto a plantas no consumidas (Alados et al., 1997; Fang et al., 2006). La sobrecompensación se ha definido como un mecanismo resultante de la coevolución entre plantas y herbívoros que permite a determinadas especies vegetales no sólo mantenerse sino incluso aumentar su adecuación en presencia de herbívoros (Paige y Whitham, 1987). De hecho, ciertas especies de plantas de matorrales de zonas semiáridas para las que se han descrito procesos de sobrecompensación son al mismo tiempo especies altamente palatables que pueden sufrir altas presiones de pastoreo (Alados et al., 1997; Fang et al., 2008). Por otro lado, el efecto que el consumo por herbívoros pueda tener en una especie, también depende del impacto de los mismos sobre sus competidoras, de tal modo que la exclusión de los herbívoros puede resultar en un efecto negativo indirecto al aumentar la competencia (Dyer et al., 2010). Por tanto, no se puede decir que la presencia de herbívoros sea necesariamente negativa para el desarrollo de una determinada especie vegetal (Baraza et al., 2007).

La exclusión del ganado aparece como uno de los métodos más útiles para el análisis de los efectos que los herbívoros tienen sobre la comunidad vegetal (Wesche et al., 2010; Collard et al., 2010). La respuesta de las distintas especies leñosas, con posible incremento de tamaño o producción de flores, puede ser visible a corto plazo (Collard et al., 2010), mientras que los cambios en la composición de la comunidad vegetal leñosa necesitan largos periodos para ser observados (Fernández-Lugo et al., 2009). El efecto que la exclusión de los herbívoros pueda tener sobre el crecimiento y reproducción de las plantas estará íntimamente relacionado con su palatabilidad o nivel de consumo fuera de la exclusión (Baraza et al., 2007). Consecuentemente, bajo este escenario se esperaría que fueran las especies más palatables las que presentarían una respuesta inmediata tras la eliminación del herbívoro, aumentando su crecimiento y esfuerzo reproductivo (Collard et al., 2010). El objetivo del presente estudio es evaluar a corto plazo el efecto de la exclusión de ganado sobre el tamaño y la producción de órganos reproductores de 2 especies de arbustos altamente consumidos

por el ganado doméstico: *Justicia candicans* (Nees) L.D. Benson (Acanthaceae) y *Bouvardia erecta* (DC.) Standl. (Rubiaceae) (Osorno-Sánchez, 2005). La hipótesis de partida es que, al ser especies de alta palatabilidad, presentarán un incremento en su tamaño y la producción de órganos reproductores poco tiempo después de excluir el ganado. Por otro lado, esperamos encontrar indicios de mecanismos de compensación o sobrecompensación frente al consumo por herbívoros, ya que a pesar de su alta palatabilidad estas especies siguen creciendo en zonas con alta presencia de ganado.

Materiales y métodos

Zona de estudio. La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán está situada en el sureste de México, entre los estados de Puebla y Oaxaca. Al ser una zona altamente estacional predominan comunidades caducifolias donde prevalecen selvas bajas caducifolias hacia el sur del valle y diversos tipos de matorrales en la parte norte. En las partes altas de las montañas predominan bosques de encino y de pino-encino. Se trata de una de las zonas áridas de mayor diversidad biológica del mundo (Dávila et al., 2002). Este estudio se centró en una zona de matorral xerófilo, en los alrededores de la comunidad rural de San Juan Raya, localizada en la cuenca de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, entre los 18°11'49" N, 97°23'59" O, a una altura de 1 750 m (Fig. 1). Tiene una temperatura media anual de 25° C y una precipitación media anual de 455 mm concentrada entre los meses de mayo a octubre. San Juan Raya es una comunidad donde la ganadería de caprinos es una práctica económica importante, ya que de 40 familias que conforman el pueblo, 15 (37.5 %) se dedican a la producción caprina (Osorno-Sánchez, 2005). El área de influencia de este núcleo de población está constituido por diferentes comunidades vegetales, entre las que destacan bosques de cactáceas columnares de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala*, así como comunidades arbustivas como el candelillar de *Euphorbia antisiphylitica*, izotales de *Yucca periculosa* y mezquitales de *Prosopis laevigata* (Valiente-Banuet et al., 2000).

Especies objeto de estudio. El estudio se centró en 2 especies de arbustos que por su escasez y alta palatabilidad para el ganado podrían ser especialmente sensibles a altos niveles de pastoreo (Osorno-Sánchez, 2005). *Justicia candicans* es un arbusto caducifolio que puede alcanzar metro y medio de altura, presenta flores rojas que aparecen agrupadas en pequeñas inflorescencias. Tiene una amplia distribución desde Arizona hasta el sureste de México. Crece en matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque de galería, florece entre junio y diciembre y fructifica entre agosto y diciembre en la zona de Tehuacán (Daniel, 1999). Su fenología cambia en función del área de distribución, ya que

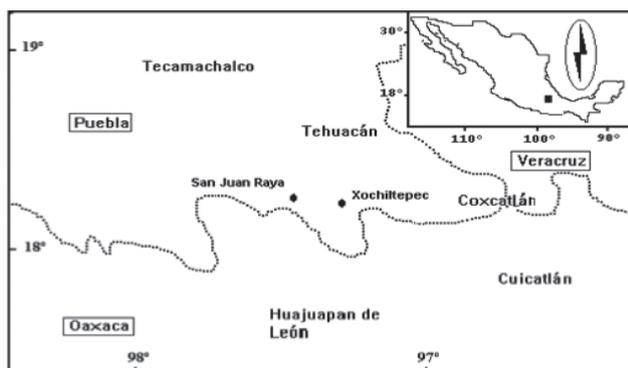


Figura 1. Localización del área de estudio en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

esta misma especie florece de enero a abril en el estado de Sonora, al norte de México (Quintana-Vásquez, 2007). Aunque sus principales polinizadores son colibríes, como otras Acanthaceae es autocompatible (Quintana-Vásquez, 2007). *Bouvardia erecta* es un arbusto pequeño de hoja decidua y flores blancas. Florece y fructifica de junio a diciembre. No se han encontrado estudios previos sobre su biología reproductiva, pero sí de otras especies del género con periodos de floración y fructificación variables (López-Sandoval et al., 2010). Debido a su restringida área de distribución, la especie está catalogada como en estado crítico por la norma oficial mexicana (NOM-059- ECOL-2001). Durante el periodo de estudio se realizaron varias visitas a la zona constatando que la fenología de ambas especies está asociada al clima, con floración condicionada por las lluvias estivales. El análisis de la producción de flores de ambas especies se centró tras las lluvias otoñales.

Estudios previos muestran que ambas especies son seleccionadas positivamente por el ganado caprino, ya que su consumo es superior al que se podría esperar en función de su disponibilidad. (Osorno-Sánchez, 2005). Esto no quiere decir que todos los individuos sufran un alto consumo, ya que existen múltiples factores que determinan que una planta sea consumida en mayor o menor medida; sin embargo, sí es indicativo de una alta palatabilidad de las especies y por tanto la probabilidad de que el pastoreo afecte sus poblaciones es alta (Baraza et al., 2007).

Diseño experimental. En una zona de intenso uso ganadero (Osorno-Sánchez, 2005), se establecieron 3 parcelas de 400 m² aproximadamente, separadas entre sí por no más de 500 m, las cuales fueron cercadas en enero del 2006 para excluir la entrada de ganado. En el otoño del mismo año, con las últimas lluvias, se marcaron al azar 20 individuos de *J. candicans* dentro y fuera de las 3 áreas experimentales. Debido a su escasez, sólo pudieron marcarse 15 individuos de *B. erecta* para cada condición en 2 de las áreas cercadas y 5 en una tercera. En ambos casos se midió la cobertura de

la planta, como el área que ocupa la copa, suponiendo una forma de elipse y midiendo sus diámetros. Se contaron todas las flores y frutos de cada una de las plantas como estimación de su inversión reproductiva; no se distinguió entre unas y otros, ya que no fue posible un seguimiento de cuántas flores pasaban a fruto. Para ello hubiera sido necesario un marcaje de las flores que posibilitase el seguimiento de su desarrollo sin confundirlas con flores de nueva producción (que es continua por un tiempo indefinido) lo que supondría una llamada de atención para el ganado, que preferentemente consume las plantas marcadas (observación personal). El conteo se repitió en 2 ocasiones; en octubre y noviembre en el caso de *B. erecta* y en noviembre y diciembre para *J. candicans*. Para ello, cada planta se marcó con una pequeña lámina numerada atada a la base del tronco, a fin de identificarla sin llamar la atención del ganado.

Análisis estadístico. El cercado no fue incluido como factor en el análisis final, debido a que las plantas de los distintos cercados no mostraron diferencias significativas en análisis previos ($p > 0.05$ en ambos casos, ANOVA). Las diferencias en tamaño entre plantas dentro y fuera de los cercados se analizaron mediante la prueba t-Student usando la transformación logarítmica del área de la planta como variable de repuesta, ya que las variables sin transformar no seguían una distribución normal (test de Shapiro-Wilk $p < 0.0001$ para *B. erecta* y *J. candicans*), mientras que una vez transformadas siguieron una distribución normal (test de Shapiro-Wilk $p = 0.51$ para *B. erecta*; $p = 0.91$ para *J. candicans*) y hubo homogeneidad de varianzas (test de Leven $p = 0.61$ para *B. erecta*; $p = 0.36$ para *J. candicans*). El efecto de la exclusión de ganado sobre el número de plantas en reproducción se analizó mediante análisis de ajuste de modelos nominales logísticos con tratamiento dentro/fuera y variable respuesta con la categoría Sí para plantas reproductoras y No para plantas que no presentaban ningún órgano reproductor (Agresti, 1996; Quinn y Keough, 2002). Para las plantas reproductoras se analizó la relación entre el área de la planta y el número de órganos reproductores producidos mediante un ajuste de regresión lineal y test de ANOVA, para comprobar la significación del ajuste (Quinn y Keough, 2002). El análisis se hizo por separado para plantas dentro y fuera del cercado para ver si dicha relación variaba en presencia de ganado. Fue necesaria la transformación logarítmica de ambas variables a fin de que su distribución fuese normal (test de Shapiro-Wilk $p > 0.05$ tras la transformación en todos los casos) y hubiera homogeneidad de varianzas (test de Leven $p > 0.05$ en todos los casos). En el caso de *J. candicans*, el efecto de la exclusión de ganado sobre la inversión reproductiva se analizó mediante el test no paramétrico de Wilcoxon debido a la no homocedasticidad de la varianza en el número de órganos reproductivos por unidad de superficie, con tratamiento cercado (dentro o fuera) como

factor (Quinn y Keough, 2002). Se analizaron los datos de noviembre y diciembre por separado. Para *B. erecta*, como consecuencia de la falta de relación significativa entre área y número de órganos reproductores, el efecto de la exclusión de ganado sobre la inversión reproductiva se analizó mediante el test no paramétrico de Wilcoxon comparando diferencias en el número de órganos reproductores de plantas dentro y fuera de los cercados (Quinn y Keough 2002). En todos los casos se consideró un valor de significación $\alpha=0.05$. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico JMP 7.

Resultados

Las plantas dentro de los cercados presentaron una cobertura significativamente mayor a las plantas de fuera, tanto para *J. candicans* (0±EE: Dentro 601.13±113.72 m² Fuera 250.81±34.81 m²; $t=3.54$ $p=0.0006$) como para *B. erecta* (Dentro 741.88±90.80 m² Fuera 460.43±49.45m²; $t=2.62$ $p=0.0107$).

En el caso de *J. candicans*, hubo más plantas reproductoras dentro (57 en noviembre y diciembre) que fuera (49 en noviembre y 38 en diciembre), siendo las diferencias significativas en ambos momentos de estudio (noviembre $\chi^2=5.46$ $p=0.01$; diciembre $\chi^2=19.69$ $p<0.0001$). El número de órganos reproductores siempre estuvo significativamente correlacionado con el tamaño de la planta, medido como cobertura de la copa, para las plantas que crecían dentro de los cercados (Fig. 2). En noviembre, la relación entre área y número de órganos reproductores fuera de los cercados, si bien baja, fue estadísticamente significativa (Fig. 2), mientras que en diciembre no hubo relación (Fig. 2). A pesar de que durante el primer conteo en noviembre, las plantas de *J. candicans* no presentaban una proporción de flores y frutos significativamente mayor, respecto a su tamaño, dentro que fuera del cercado ($Z=-1.88$; $p=0.0597$), sí la presentaron durante el mes de diciembre ($Z=-4.118$; $p<0.0001$). Sin embargo, el número total de órganos reproductores dentro de los cercados fue mayor tanto en noviembre como en diciembre (total de órganos reproductores contabilizados en 60 plantas, fuera: 1 153 noviembre y 630 diciembre; dentro: 3 230 noviembre y 2 261 diciembre).

Las plantas de *B. erecta* que en octubre presentaban flores, en noviembre habían perdido la mayoría de ellas y dentro de uno de los cercados sólo 1 planta presentaba 1 único fruto. En octubre no hubo diferencias estadísticamente significativas en el número de plantas reproductoras dentro (29) respecto a fuera (23) ($\chi^2=2.73$ $p=0.09$). Tampoco se encontró una relación significativa entre el tamaño de la planta, medido como cobertura de la copa de las plantas reproductoras y el número de órganos reproductores presentes (Fig. 2). De igual modo, no se encontraron diferencias

en el número de órganos reproductores presentes entre plantas dentro y fuera de los cercados (Dentro 11.8±2.26 flores Fuera 10.4±2.76 flores; $Z=1.25$; $p=0.21$)

Discusión

Siguiendo nuestra predicción, a pesar de la escasez de lluvias durante la estación húmeda del 2006 y por tanto del escaso crecimiento estacional, encontramos un efecto notable de la exclusión del ganado en el tamaño de las 2 especies estudiadas. Fuera de los cercados, el consumo que de éstas hacen las cabras tuvo un efecto directo sobre las plantas al reducir su tamaño, pero el efecto que este consumo tuvo sobre la inversión reproductiva fue diferente para cada una de las especies.

En el caso de *J. candicans*, hubo una menor proporción de plantas reproductoras fuera de los cercados, a lo que se sumó una menor producción de órganos reproductores (Or) respecto al tamaño de la planta en diciembre (Dentro: 0.108±0.015 Or/m². Fuera: 0.064±0.013 Or/m²). Por otro lado, la relación entre la cobertura de la copa y el número de órganos reproductores producidos fue mayor en las plantas dentro de las exclusiones que en las de fuera, especialmente en diciembre. Por tanto, *J. candicans* ve reducida su inversión reproductora al estar sometida a pastoreo, principalmente de forma directa al disminuir el tamaño de las plantas y sólo en uno de los meses de estudio, diciembre, aunque también de forma indirecta al disminuir la producción de órganos reproductivos en función del tamaño. Este doble efecto sobre tamaño y reproducción podría, a la larga, afectar a la regeneración de la especie y mantenimiento de sus poblaciones (Baraza et al., 2007). Sin embargo, en condiciones de campo, el reclutamiento de plantas depende en gran medida de las condiciones ambientales (Godínez-Álvarez et al., 2008). En este escenario, el resultado del daño por herbívoros en la población puede ser neutral e independiente de su resultado en la planta individual (Hickman y Hartnett, 2002). Por tanto, sería precipitado decir que el efecto negativo que el pastoreo tiene en las plantas pueda reflejarse en una disminución de las tasas de regeneración de la especie (Ehrlén, 2003). Igualmente, cambios a corto plazo en los arbustos no siempre indican una posible repuesta en cuanto a diversidad y riqueza de la vegetación a la exclusión del ganado a largo plazo (Courtois et al., 2004). Será necesario analizar de nuevo los cambios producidos dentro de los cercados de exclusión en el matorral transcurrido el tiempo suficiente para que los posibles cambios en la regeneración de las especies leñosas se hagan patentes (Collard et al., 2010).

En el caso de *B. erecta*, sí encontramos indicios de adaptación al pastoreo, ya que ésta parece compensar la pérdida de tejido vegetativo con una mayor producción de flores

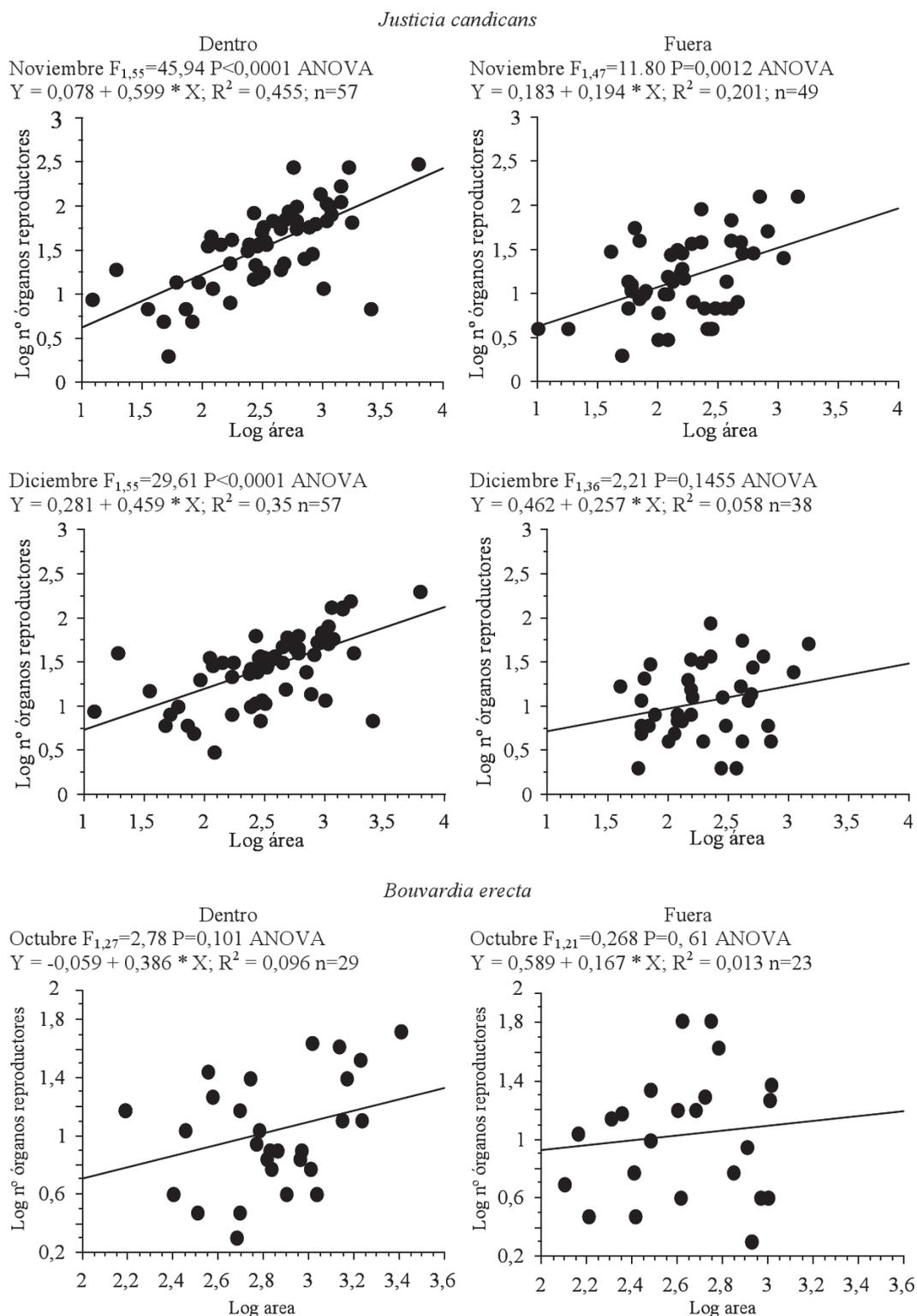


Figura 2. Significación de ajuste mediante ANOVA de las regresiones lineales entre el área de la planta y el número de órganos reproductores presentes en noviembre y diciembre para *Justicia candicans* y en octubre para *Bouvardia erecta*. Se muestran las relaciones entre las plantas dentro y fuera de los cercados de exclusión de ganado.

ya que no se encontró ningún efecto de la exclusión del ganado en el número de órganos reproductores formados en octubre, a pesar de la reducción en tamaño. En esta especie no encontramos relación significativa entre cobertura de la planta y número de órganos reproductores, tal vez porque otras variables relacionadas con el tamaño de la planta, como la altura o el número de brotes, son más determinantes para esta especie. Sin embargo, observando las gráficas que relacionan el área de la planta con el número de órganos reproductores se puede observar que hay plantas fuera del cercado con igual tamaño a plantas dentro que producen mayor número de flores. Esta mayor inversión en órganos reproductivos está considerada como una de las formas de sobrecompensación desarrollada por las plantas para disminuir el efecto de los herbívoros en su adecuación (Paige y Whitham, 1987). No obstante, tanto fuera como dentro de los cercados el éxito reproductivo fue casi nulo, pues sólo 1 de las flores de 1 planta llegó a convertirse en fruto, probablemente debido a la escasez de lluvia. Este hecho confirma la importancia de las condiciones ambientales en el reclutamiento de plantas leñosas (Godínez-Álvarez et al., 2008), pudiendo quedar la herbivoría relegada a un segundo plano (Gómez-Aparicio et al., 2008).

Los resultados son un indicativo de la capacidad de respuesta de 2 especies muy palatables cuando cesa el daño por pastoreo, mostrando que los matorrales altamente consumidos responden de forma rápida. En cuanto a la adaptación de dichas especies al ramoneo, se encontró que *B. erecta* está adaptada, en cierto grado, a ser consumida, ya que su esfuerzo reproductivo no sólo no disminuye en presencia del ganado sino que, al observarse la relación entre tamaño y producción de flores se advierte que fuera del cercado, plantas de menor tamaño producen mayor cantidad de flores. Sin embargo, un único periodo de crecimiento fue suficiente para generar diferencias significativas en el tamaño de esta especie, no mostrando procesos de sobrecompensación en el crecimiento a corto plazo. Por otro lado, *J. candicans* sí vio afectado su esfuerzo reproductivo siendo menor la producción de órganos reproductores en la población de fuera de los cercados respecto a la de dentro.

Los resultados demuestran que, al menos para ciertas especies, el pastoreo de ganado caprino es un limitante para su crecimiento y capacidad reproductiva. Sin embargo, estudios más detallados y extensos de éstas y otras especies de la comunidad vegetal son necesarios para poder extraer conclusiones sobre el efecto que el pastoreo está teniendo sobre la vegetación semiárida del valle de Tehuacán. Especial interés tendrían estudios a largo plazo que consideren la variación pluviométrica entre años, ya que parece ser un factor determinante en la biología reproductiva del matorral xerófilo, así como las interacciones entre especies de matorrales ya que los procesos de facilitación parecen jugar un

papel decisivo en la conformación de este tipo de vegetación (Valiente-Banuet y Verdú, 2008).

Agradecimientos

A los habitantes de San Juan Raya, por permitirnos trabajar en sus tierras. A Óscar Delgado, por su colaboración en los trabajos de campo. A la Fundación Ramón Areces y a la Dirección General Asuntos del Personal Académico (DGAPA)-UNAM, por las becas otorgadas a E. Baraza durante su estancia en México. Este trabajo fue financiado por los proyectos de investigación (IN-227605, IN-224808-3) otorgados a A. Valiente-Banuet por la DGAPA-UNAM.

Literatura citada

- Agresti, A. 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York. 372 p.
- Alados C. L., F. G. Barroso y L. García. 1997. Effects of early season defoliation on above-ground growth of *Anthyllis cytisoides*, a Mediterranean browse species Journal of Arid Environments 37:269-283.
- Baraza, E. y A. Valiente-Banuet. 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornshrub of Mexico. Journal of Arid Environments 72:1973-1976.
- Baraza, E., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2007. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. In Functional plant ecology, segunda edición, F. I. Pugnaire y F. Valladares (eds.). CRC, Boca Raton, Florida. p. 418-514.
- Belsky, A. J. y D. M. Blumenthal. 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior west. Conservation Biology 11:315-327.
- Bridle, K. L. y J. B. Kirkpatrick. 1999. Comparative effects of stock and wild vertebrate herbivore grazing on treeless subalpine vegetation, eastern central plateau, Tasmania. Australian Journal of Botany 47:817-834.
- Cardel, Y., V. Rico-Gray, J. G. García-Franco y L. B. Thien. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. Conservation Biology 11:367-374.
- Collard A., L. Lapointe, J. P. Ouellet, M. Crête, A. Lussier, C. Daigle y S. D. Côté. 2010. Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. Forest Ecology and Management 260:649-662.
- Courtois, D. R., B. L. Perryman y H. S. Hussein. 2004. Vegetation change after 65 years of grazing and grazing exclusion. Rangeland Ecology and Management 57:574-582.
- Daniel, T. F. 1999. Acanthaceae A. L. Juss. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 23. Instituto de Biología, UNAM, México. D. F. p. 102.
- Dávila, P., M. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-

- Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- Dyer, L. A., K. D. Letourneau, G. Vega-Chavarria y D. Salazar-Amoretti. 2010. Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology* 91:3707-3718.
- Ehrlén, J. 2003. Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *American Naturalist* 162:796-810.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic análisis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation* 103:349-359.
- Fang, X. W., J. L. Yuan, G. Wang y Z. G. Zhao. 2006. Fruit production of shrub, *Caragana korshinskii*, following above-ground partial shoot removal: mechanisms underlying compensation. *Plant Ecology* 187:213-225.
- Fang, X. W., J. H. Li, Y. C. Xiong, D. H. Xu, X. W. Fan y F. M. Li. 2008. Responses of *Caragana korshinskii* Kom. to shoot removal: mechanisms underlying regrowth. *Ecological Research* 23:863-871.
- Fernández-Lugo, S., L. de Nascimento, M. Mellado, L. A. Bermejo y J. R. Arévalo. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 132:276-282.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:393-403.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. Castro y J. A. Hódar. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores. *Journal of Vegetation Science* 19:161-172.
- Hernández, Z. J. S. 2000. La caprinocultura en el marco de la ganadería poblana (México): contribución de la especie caprina y sistemas de producción. *Archivos de Zootecnia* 49:341-352.
- Hernández, Z. J. S., E. Rodero, M. Herrera, J. V. Delgado, C. Barba y A. Sierra. 2001. La caprinocultura en la Mixteca poblana (México) descripción e identificación de factores limitantes. *Archivos de Zootecnia* 50:231-239.
- Hickman, K. R. y D. C. Hartnett. 2002. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. *Plant Ecology* 159:23-33.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60:695-713.
- Jiménez-Sierra, C. L. y L. E. Eguiarte. 2010. Candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto): a traditional plant resource in Mexico subject to uncontrolled extraction and browsing. *Economic Botany* 64:99-108.
- Lebbie, S. H. B. 2004. Goats under household conditions. *Small Ruminant Research* 51:131-136
- López-Sandoval, J. A., S. D. Koch, L. M. Vázquez-García, G. Munguía-Lino y E. J. Morales-Rosales. 2010. Estudio florístico de la parte central de la barranca Nenetzingo, municipio de Ixtapan de la Sal, estado de México. *Polibotanica* 30:9-33.
- Mothershead, K. y R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30-40.
- Olf, H. y M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13:261-265.
- Osorno-Sánchez, T. 2005. Efectos de la herbivoría del ganado caprino en tres asociaciones vegetales del valle de Tehuacán, Puebla. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F. p. 59.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press. 556 p.
- Quintana-Vásquez, M. de los A. 2007. Notes on the pollination biology of *Justicia candidans* (Acanthaceae) in central Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52:302-333.
- Paige, K. N. y T. G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129:407-416.
- Parra-Tabla V. y C. M. Herrera 2010. Spatially inconsistent direct and indirect effects of herbivory on floral traits and pollination success in tropical shrub. *Oikos* 119:1344-1354.
- Poveda, K., I. Steffan-Dewenter, S. Scheu y T. Tschamtkke. 2003. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia* 135:601-605.
- Rooney, T. P. y M. D. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181:165-176.
- Russell, F. L., D. B. Zippin y N. L. Fowler. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant population and communities: a review. *American Midland Naturalist* 146:1-26.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. del C. Arizmendi, J. L. Villaseñor y R. J. Ortega. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:25-74.
- Wesche, K., K. Ronnenberg, V. Retzer y G. Miede. 2010. Effects of large herbivore exclusion on southern Mongolian desert steppes. *Acta Oecologica* 36:234-241.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96:489-495.