

Curso 2012/13
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/42
I.S.B.N.: 978-84-15939-15-3

SILVIA FERNÁNDEZ LUGO

**Efectos del abandono de la ganadería extensiva
en la estructura espacial y temporal de ecosistema
tradicionalmente gestionados**

Directores

**JOSÉ RAMÓN ARÉVALO SIERRA
LUIS ALBERTO BERMEJO ASENSIO**



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

Índice general

Agradecimientos	1
Introducción general	5
Herbívoros y comunidades vegetales.....	5
El pastoreo caprino en Canarias.....	21
Justificación y estructura de la Tesis Doctoral.....	31
Referencias.....	37
Resumen global	55
Objetivos	55
Material y métodos.....	58
Resultados	67
Discusión.....	76
Conclusiones	94
Referencias.....	96
Artículos originales	107
I. Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Island pasture.....	109
II. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5 year study in Tenerife pastures (Canary Islands).....	133
III. Grazing effects on species composition depends on the vegetation stand (La Palma, Canary Islands).....	157
IV. Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands)	189
V. Productivity: Key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil	223

Índice de figuras y tablas

Introducción general

Cuadro 1: Principales procesos que determinan la diversidad de las comunidades vegetales y efecto de los herbívoros en los mismos 7

Cuadro 2: Principales modelos que explican la respuesta de la vegetación al pastoreo 12

Figura 1: Principales factores que condicionan los efectos del pastoreo sobre la vegetación y el suelo..... 18

Figura 2: Espacios Naturales Protegidos de Canarias 22

Figura 3: Evolución del censo caprino en Canarias (1950-2010)..... 25

Resumen global

Figura 1: Mapa de las localizaciones de estudio, incluyendo los espacios naturales protegidos a los que pertenecen. 61

Tabla 1: Lista de especies que se pueden encontrar a lo largo del texto bajo diferentes nomenclaturas. 63

Figura 2: Esquema resumen de los principales resultados obtenidos..... 75

Artículos originales

I. Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Island pasture

Table 1. Characteristics of the Teno Rural Park plots. 116

Figure 1: pCCA of the plots during different years based on species presence..... 119

Figure 2: pCCA coordinates of plant species. 120

Table 2. Wilcoxon tests for diversity values (Brillouin index) between treatments (control/exclusion) every year. 121

Table 3. Wilcoxon tests for richness values (number of species) between treatments (control/exclusion) every year. 121

Table 4. Wilcoxon tests for soil parameters between treatments (control/exclusion) every year..... 121

Appendix: Plant species recorded during this study (four years) ranked by their importance value 131

II. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5 year study in Tenerife pastures (Canary Islands)

Table 1. Characteristics of the Teno Rural Park plots.	140
Figure 1: Histogram for the values of c (a) and z (b) provided by SAR function.	142
Figure 2: Rarefaction curves at different plot scales.....	143
Appendix I: List of species that appeared along the five years of the study in the 16 plots (100 m ²).....	153
Appendix II: Power function constants (z and c) for each plot at different years.....	155

III. Grazing effects on species composition depends on the vegetation stand (La Palma, Canary Islands)

Figure 1: Map of the Canary Islands and the island of La Palma showing the different vegetation types of the study area and the specific location of the transects	163
Table 1: Area grazed vs. ungrazed for each vegetation type	166
Figure 2: DCA species scores in the space defined by axes I and II for the grassland transects.	169
Table 2: Information about eigenvalues, cumulative percentage of variance of both axes and total inertia of DCA analysis for each vegetation type...	170
Figure 3: DCA species scores in the space defined by axes I and II of the DCA for the shrubland transects.....	171
Figure 4: DCA species scores in the space defined by axis I and axis II of the DCA for the open forest transects.....	171
Figure 5: DCA species scores in the space defined by axes I and II of the DCA for the closed forest transects.	172
Appendix: Plant species recorded during this study (three years) ranked by their abundance.	183

IV. Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands)

Figure 1: Maps of the Canary Islands, Tenerife Island and Anaga Rural Park showing the different grazing areas.	197
Figure 2: Mean precipitation from 11 sites in Anaga Rural Park during the study years.	198
Figure 3: Mean values for the environmental and anthropogenic characteristics of the areas under different grazing regimes (heavy, light, and abandonment).....	200

Table 1: Results of permutational-repeated measures ANOVA fitted for functional group frequency.....	202
Table 2: Results of permutational-repeated measures ANOVA fitted for species richness, Smith and Wilson evenness index, frequency of bare ground and frequency of native, endemic and introduced species.....	203
Figure 4: A-C: Mean frequency values of (A) perennial forbs, (B) perennial grasses and (C) annual legumes for significant interactions between grazing regime and orientation. D: Mean frequency values of introduced species for significant three-way interaction grazing*orientation*year.	204
Figure 5: pCCA triplot based on species frequency data.	205
Appendix: Plant species recorded during this research (250 spp.)	217
V. Productivity: Key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil	
Figure 1: Maps of the Canary Islands, Tenerife and La Gomera Island and Valle Gran Rey and Anaga Rural Parks showing the study sites.	230
Figure 2: A) Mean humid season (October-March) precipitation from the meteorological stations closest to the study sites for each study year.	230
Table 1: Summary of permutational-repeated measures MANOVA fitted for species and functional composition.....	234
Table 2: Results of the SIMPER procedure conducted to discriminate grazed and excluded plots of the Anaga Rural Park (ARP) by the species and functional composition	235
Table 3: Summary of permutational-repeated measures MANOVA fitted for bare ground, soil chemical properties, NPP and biomass nutritive value.	236
Figure 3: Mean soil values for those variables that contribute most to the dissimilarity of the grazed and excluded plots in VGRRP.....	237
Figure 4: Mean PPN values for grasses, legumes and other families for grazed and excluded plots of both study sites.	238
Appendix: Plant species recorded during this research (190 spp.) for each study site	249

Agradecimientos

A mis padres, Elsa y Manuel, y a mi marido, Gustavo, por su apoyo incondicional.

A mi familia, hermano, tíos/as, abuela, cuñados/as por estar siempre ahí y en especial a los más pequeños por ser la alegría de la casa.

A Airam porque, a pesar de ser el más pequeño de la familia, nos ha enseñado lo que significa tener ganas de vivir y nos ha dado una lección de fuerza.

A mis directores de tesis, los doctores José Ramón Arévalo y Luis Alberto Bermejo, por darme la oportunidad de realizar esta tesis y por la confianza, a veces inmerecida, depositada en mi.

A José María Fernández-Palacios por su apoyo y confianza.

A mis compañeros de trabajo, los que están y los que han seguido caminos diferentes, en especial a Lea y Javi, infatigables compañeros de muestreo.

A los estudiantes de Biología y Ciencias Agrarias que han colaborado o realizado sus proyectos de fin de carrera con nosotros, por su energía y buena disposición.

A los Cabildos de Tenerife, La Gomera y Gran Canaria por haber colaborado y facilitado el trabajo del proyecto del Ministerio de Ciencia e Innovación, CGL2006-06471, en el cual se enmarca esta tesis doctoral.

A la Consejería de Agricultura del Cabildo de La Palma.

Al Ministerio de Educación por la concesión de una beca de Formación del Profesorado Universitario (FPU) que ha servido para financiar la realización de esta tesis doctoral.

A la Universidad de La Laguna por la concesión de la beca CajaCanarias.

Al Área de Ecología del Departamento de Parasitología, Ecología y Genética, por la concesión de la beca Germán Medina recibida mientras finalizaba mis estudios y que desembocó en mi integración en el área.

A las amigas, porque siempre me han dado ánimos.

Por último, pero no menos importante, a los pastores de las zonas de estudio que no abandonaron esta actividad mientras realizaba la tesis y a los que sí lo hicieron, porque aunque haya perdido zonas de estudio me demostraron que el abandono de las actividades agrarias tradicionales es una realidad.

Silvia Fernández Lugo

San Cristóbal de La Laguna, octubre de 2012

Introducción General



Introducción general

Herbívoros y comunidades vegetales

El pastoreo de ungulados domésticos y silvestres es uno de los usos del territorio más extendido a nivel mundial y uno de los principales procesos transformadores de la vegetación (Dannell *et al.*, 2006; Díaz *et al.*, 2007) junto con el fuego (Bond *et al.*, 2005; Malkinson *et al.*, 2011), la destrucción del hábitat (Pimentel, 2002), la invasión de especies exóticas (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Pauchard *et al.*, 2009) y el cambio climático (Allen y Breshears, 1998). Por tanto, comprender las consecuencias de la herbivoría es de gran relevancia a nivel global. La acción de los herbívoros en las comunidades vegetales se traduce, de forma general, en cambios en la composición florística y funcional de la vegetación (Osem *et al.*, 2004; Peco *et al.*, 2005, 2006), diversidad de especies (Olf y Ritchie, 1998; Osem *et al.*, 2002), biomasa y productividad (McNaughton, 1985; Terradas, 2001; Pucheta *et al.*, 2004; Castro y Freitas, 2009), composición química de la biomasa (Hester *et al.*, 2006; Kleinebecker *et al.*, 2011) y estructura y composición química del suelo (McIntosh *et al.*, 1997; Bakker *et al.*, 2004; Teague *et al.*, 2011).

La magnitud del efecto de los ungulados sobre las comunidades vegetales en las que se desarrollan, puede llegar a un nivel en el cual actúan como auténticos ingenieros o especies clave de los ecosistemas (Duncan *et al.*, 2006). Un claro ejemplo es el bisonte americano (Knapp *et al.*, 1999), este ungulado nativo es empleado desde hace décadas como una herramienta para la gestión y restauración de las praderas de Dakota del Norte, Dakota del Sur, Nebraska, Colorado, Kansas y Oklahoma. La dramática reducción de los individuos de esta especie y su práctica extinción condujo a la degradación de las grandes praderas norteamericanas, ecosistema que contribuían a mantener, en combinación con tasas altas de

incendios (Steuter y Hidinger, 1999; Hamilton, 2007; Allen *et al.*, 2009). Otro ejemplo, en el extremo opuesto en términos de conservación, lo podemos encontrar en los herbívoros no nativos, que juegan un papel clave en los ecosistemas insulares (Hunter, 1992). La introducción de ungulados en islas puede causar efectos devastadores sobre la vegetación, degradación de ecosistemas y pérdida de biodiversidad (Coblentz, 1978; Donlan *et al.*, 2002), siendo la erradicación de sus poblaciones una medida útil para la conservación y restauración de los ecosistemas (Campbell y Donlan, 2005).

Composición, diversidad y riqueza de especies

Los cambios en las características fundamentales de las comunidades vegetales, como la composición florística, diversidad y riqueza de especies, en respuesta a la acción de los herbívoros son resultado, principalmente, del efecto de estos animales sobre el balance colonización-extinción de las especies (Olf y Ritchie, 1998; cuadro 1). La influencia de los herbívoros en las tasas de colonización puede ser resultado de la dispersión de especies. Los herbívoros pueden aumentar las tasas de dispersión mediante la ingesta y posterior deposición de semillas, sin perjuicio de su viabilidad, o por su transporte en estructuras externas como el pelo o las patas (Malo y Suárez, 1996; Olf y Ritchie, 1998). La dispersión también puede resultar favorecida, por la generación de micrositios favorables para la germinación y el establecimiento de las plantas, como consecuencia del aumento de la heterogeneidad espacial de las propiedades del suelo (Grubb, 1977; Olf y Ritchie, 1998; Hobbs, 2006; Peco *et al.*, 2006). La dispersión y el establecimiento de especies pueden disminuir, cuando las estructuras reproductoras y/o plántulas se ven dañadas por la ingesta o el pisoteo (Huntly, 1991; Crawley, 1997; Zamora *et al.*, 2001; Gill, 2006). Por otro lado, las tasas de extinción pueden verse afectadas por la desaparición local de las especies más sensibles al pastoreo o las más palatables (Glenn y Collins, 1992; Terradas, 2001; Zamora *et al.*, 2001; Husheer *et al.*, 2003), o por la interacción de los herbívoros con los

procesos de exclusión competitiva, al disminuir la abundancia de las especies dominantes y permitir la coexistencia de las menos competitivas (Milchunas *et al.*, 1988; Montalvo *et al.*, 1993; Hester *et al.*, 2006).

Cuadro 1: Principales procesos que determinan la diversidad de las comunidades vegetales y efecto de los herbívoros en los mismos. Adaptado de Olff y Ritchie (1998).

Mecanismos que afectan a la diversidad	Efecto de los herbívoros	
	Efecto	Ejemplos
Procesos de colonización		
• Entrada de propágulos de especies nuevas	+	• Dispersión de propágulos a través de semillas adheridas al pelo y/o las patas y de la deposición de heces
• Disponibilidad de propágulos de las especies existentes	-	• Eliminación de estructuras reproductoras, semillas y plántulas
• Disponibilidad de nichos de regeneración	+	• El pisoteo genera micro-sitios en el suelo con más luz, ricos en nutrientes y libres de patógenos. La perturbación del suelo estimula la germinación del banco de semillas
	-	• La disminución de la cobertura vegetal aumenta la evaporación del suelo y la evapotranspiración de las plantas
Procesos de extinción, exclusión competitiva		
• Competencia por los recursos limitantes	+	• Los procesos de exclusión competitiva se relajan por el consumo preferencial de las plantas competitivamente dominantes
• Limitación diferencial de las especies por los nutrientes del suelo	+	• La transición entre la competencia por la luz a la competencia por los nutrientes permite la convivencia de plantas funcionalmente diferentes, favorecida por la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de nutrientes
	+	• Las especies altas pierden más biomasa y se ven más limitadas por los nutrientes que las especies postradas, lo que favorece la diversidad
• Variación espacial y temporal en el suministro de recursos	+	• Deposición localizada de heces y orina y efecto del pisoteo
• Variación espacial y temporal de la pérdida de biomasa. Niveles intermedios de perturbación evitan la dominancia de los mejores competidores por los recursos, favoreciendo la presencia de las especies raras	+	• El pastoreo selectivo en parches de vegetación con especies atractivas para los herbívoros crea heterogeneidad espacial en el paisaje
	-	• Presiones de pastoreo elevadas pueden resultar en el dominio de las especies tolerantes
	-	• El pastoreo selectivo puede afectar a las especies raras de palatabilidad elevada

Productividad, biomasa y propiedades del suelo

Los herbívoros también pueden provocar cambios en la productividad y biomasa de las comunidades vegetales. Mecanismos

directos como la defoliación y el pisoteo, provocan daños o eliminan material vegetal (tejido fotosintético, meristemático, flores, semillas, etc.) y, en consecuencia, pueden aumentar la mortalidad de los individuos, limitar su crecimiento o colapsar su potencial reproductivo (Huntly, 1991; Crawley, 1997; Hester *et al.*, 2006). Las plantas reducen el impacto causado por la pérdida de tejido vegetal, aumentando las tasas de crecimiento y/o la producción de estructuras reproductoras (McNaughton, 1983). Existen especies capaces de recuperarse rápidamente de la pérdida de biomasa (compensación) e incluso de producir una cantidad mayor de tejido y estructuras reproductoras de la que habían perdido (sobrecompensación) (Zamora *et al.*, 2001; Hester *et al.*, 2006; Skarpe y Hester, 2008). En consecuencia, el efecto de los herbívoros en la productividad y la biomasa de las comunidades vegetales puede oscilar entre positivo, neutro o negativo (McNaughton, 1985; Milchunas y Lauenroth, 1993; Bagchi y Ritchie, 2010). Además, la productividad y la biomasa de las comunidades vegetales pueden verse afectadas de forma indirecta. Los cambios en las formas de vida dominantes que tienen lugar durante los procesos de sucesión vegetal, como el paso de comunidades herbáceas a arbustivas tras el abandono del pastoreo, pueden conllevar un aumento de la biomasa relacionado con el incremento de las especies arbustivas (Castro y Freitas, 2009). Mientras que, el impacto de los herbívoros en la reserva de nutrientes del suelo, aumentando o disminuyendo su fertilidad, puede producir cambios en la productividad del ecosistema (Pastor *et al.*, 2006; Harrison y Bardgett, 2008; García *et al.*, 2012).

Los efectos de la herbivoría no se limitan a las propiedades cuantitativas de la biomasa, sino también a sus propiedades cualitativas. El pastoreo selectivo sobre las plantas más palatables de la comunidad vegetal puede resultar en una reducción de la calidad nutritiva de la biomasa restante, dominada por especies menos palatables (Crawley, 1997; Pastor *et al.*, 2006; Skarpe y Hester, 2008). La calidad nutritiva de la biomasa también puede verse mermada cuando el pastoreo favorece la producción de

metabolitos secundarios como los taninos (Bryant *et al.*, 1991; Harrison y Bardgett, 2008). No obstante, la herbivoría también puede resultar en un aumento del valor nutritivo de la biomasa (Vallentine, 2001; Van der Graaf *et al.*, 2005), al favorecer a especies resistentes¹ al pastoreo de alta palatabilidad, por procesos de sobrecompensación, o bien porque tras la pérdida de material vegetal la redistribución de los nutrientes en las plantas, principalmente desde las raíces hacia las zonas en crecimiento, resulta en tejidos jóvenes con mayor concentración de nutrientes que la biomasa perdida (Van der Graaf *et al.*, 2005; Fanselow *et al.*, 2011; Henkin *et al.*, 2011). Finalmente, la herbivoría puede favorecer o perjudicar el valor nutritivo de la biomasa mediante sus efectos en el ciclo de nutrientes (Pastor *et al.*, 2006), como se explica a continuación.

Los herbívoros alteran las propiedades físicas y químicas del suelo (Hobbs, 2006; Harrison y Bardgett, 2008) mediante cambios cuantitativos y cualitativos de la biomasa, la acción mecánica del pisoteo y la deposición de heces y orina (Huntly, 1991; Crawley, 1997; Proulux y Mazumder, 1998; Terradas, 2001; Peco *et al.*, 2006). Dos hipótesis fundamentales explican el impacto de los herbívoros sobre las propiedades químicas del suelo (Ritchie *et al.*, 1998; Pastor *et al.*, 2006; Harrison y Bardgett, 2008): i) la hipótesis de aceleración del ciclo de nutrientes, alega que el pastoreo selectivo sobre especies nutritivas y tolerantes a la herbivoría, resulta en la rápida compensación de la biomasa perdida con tejidos de mayor calidad. La hojarasca de estas especies tiene tasas mayores de descomposición y de reciclado de nutrientes, lo que, junto con la deposición de heces y orina, aumenta la disponibilidad de nutrientes en el suelo y favorece a las especies tolerantes al pastoreo (más competitivas en ambientes ricos en nutrientes).

¹Resistencia: conjunto de estrategias que minimizan el efecto negativo de la herbivoría sobre el estado físico de las plantas. Dentro de este concepto se distingue: i) la evasión, que incluye el escape (tamaño, apariencia, forma de vida, etc.) y la defensa física y química, y ii) la tolerancia, que incluye la capacidad de una planta para mantener su condición física a través del crecimiento y la reproducción tras haber sufrido daño por herbívoros (Rosenthal y Kotanen, 1994).

Se produce por tanto un fenómeno de retroalimentación positiva que aumenta la productividad y la tasa de reciclaje de nutrientes; ii) la hipótesis de desaceleración del ciclo de nutrientes, sostiene que la herbivoría selectiva sobre especies palatables no tolerantes al pastoreo, favorece a las especies menos palatables (menor valor nutritivo y/o mayor concentración de compuestos secundarios). La hojarasca de estas especies se descompone lentamente al derivar de tejidos de menor calidad nutritiva, reduciendo las tasas de reciclado de nutrientes y por tanto, la disponibilidad de los mismos, lo que favorece a las especies poco palatables (más competitivas en ambientes pobres en nutrientes). Se trata de un proceso de retroalimentación positiva que reduce la productividad y la tasa de reciclaje de nutrientes.

Adicionalmente, la deposición localizada de heces y orina genera heterogeneidad espacial en la disponibilidad de los recursos, favoreciendo la coexistencia de distintos tipos de especies (Olf y Ritchie, 1998). El aumento de parches de suelo desnudo, resultantes del pisoteo y/o la defoliación, eleva la temperatura a nivel del suelo, incrementando la actividad microbiana y acelerando el ciclo de nutrientes (Hobbs, 2006; Harrison y Bardgett, 2008). En contrapartida, también puede aumentar la evaporación del suelo y la evapotranspiración de las plantas, disminuyendo indirectamente la productividad y desacelerando por tanto, el ciclo de nutrientes del suelo (Olf y Ritchie, 1998). Por otra parte, el pisoteo intenso puede aumentar la compactación del suelo, al disminuir su porosidad, y en consecuencia, reducir las tasas de infiltración y favorecer la erosión. Por el contrario, intensidades de pisoteo bajas contribuyen a remover el suelo y a aumentar su porosidad, favoreciendo la infiltración y la disponibilidad de agua (Vallentine, 2001; Hobbs, 2006; Pei *et al.*, 2008).

Factores condicionantes del efecto del pastoreo

Como hemos visto, los herbívoros, ya sean domésticos o silvestres, juegan un papel clave en la configuración de los ecosistemas. En consecuencia, existe una bibliografía extensa y numerosos modelos que

tratan de explicar los efectos del pastoreo en las comunidades vegetales (Cingolani *et al.*, 2005; cuadro 2). Sin embargo, todavía se está lejos de alcanzar un consenso con respecto a los efectos de los herbívoros en los ecosistemas, puesto que, los resultados obtenidos en numerosos estudios son contradictorios. Se ha documentado que los herbívoros pueden aumentar, tener un impacto negativo, un efecto débil o incluso no afectar a la diversidad y composición de las comunidades vegetales (Olf y Ritchie, 1998; Osem *et al.*, 2002; Casado *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2007). El pastoreo también puede afectar de forma diferencial a los grupos funcionales dominantes (McIntyre y Lavorel, 2001; Lavorel y Garnier, 2002; Díaz *et al.*, 2007) y tener variedad de efectos sobre las propiedades del suelo (Milchunas y Lauenroth, 1993; McIntosh *et al.*, 1997; Bakker *et al.*, 2004; Peco *et al.*, 2006). Además, la acción de los herbívoros puede aumentar, disminuir o no tener efectos en la biomasa vegetal (McNaughton, 1985; Milchunas y Lauenroth, 1993; Biondini *et al.*, 1998; McNaughton *et al.*, 1998) y en su calidad nutritiva (Ritchie *et al.*, 1998; Vallentine, 2001; Pastor *et al.*, 2006; Harrison y Bardgett, 2008; Skarpe y Hester, 2008).

La ausencia de una respuesta consistente de la vegetación frente al efecto del pastoreo ha sido atribuida a una amplia gama de factores, entre los más destacados se encuentran la historia evolutiva del pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988), la productividad de los ecosistemas (Milchunas *et al.*, 1988; Osem *et al.*, 2002, 2004), la intensidad de pastoreo (Milchunas y Lauenroth, 1993), el clima (de Bello *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2007), el tipo de comunidad vegetal estudiada (Zamora *et al.*, 2001; Alados *et al.*, 2004), el tipo y tamaño de herbívoro (Olf y Ritchie, 1998), la fertilidad del suelo (Proulx y Mazumder, 1998) y la escala espacial y temporal de estudio (Wiens, 1989; Bakker *et al.*, 1996).

Cuadro 2: Principales modelos que explican la respuesta de la vegetación al pastoreo. Basado en Cingolani *et al.* (2005).

Modelo de sucesión lineal de Dyksterhuis (1949)	
<p>-Representa el cambio de la vegetación de forma continua a lo largo de un solo eje definido por la teoría de la sucesión de Clements (1916). En ausencia de pastoreo los ecosistemas tienen una composición de especies en equilibrio (clímax o vegetación potencial). En respuesta a la herbivoría la vegetación alcanza nuevos equilibrios en el eje pastoreo-sucesión que se alejan del clímax al aumentar la intensidad de pastoreo (la sucesión secundaria se ve contrarrestada por la intensidad de pastoreo). Los cambios son reversibles, al eliminar el pastoreo la vegetación se recupera siguiendo la misma trayectoria sucesional, pero en sentido puesto, hasta alcanzar el clímax.</p> <p>-El aumento de la intensidad de pastoreo implica el aumento de la cobertura de las plantas anuales y la disminución de las perennes, la sustitución de las especies palatables por las no palatables y de las gramíneas altas por gramíneas bajas, arbustos pequeños y especies perennes de crecimiento postrado.</p> <p>-Asume que estos patrones son universales.</p>	
Modelo de estados y transiciones Westoby <i>et al.</i> (1989)	
<p>-Alternativa al modelo lineal de Dyksterhuis (1949). Los ecosistemas pastoreados no siempre se comportan de forma continua, la vegetación puede cambiar hacia estados estables alternativos, separados por umbrales que implican cambios prácticamente irreversibles. No se limita a un único eje de cambio de la vegetación.</p> <p>-Varios procesos ecológicos como cambios en el régimen de pastoreo (intensidad, tipo de herbívoro, distribución temporal), episodios de sequía o de precipitaciones favorables, cambios en los regímenes de fuego, erosión severa, pueden producir transiciones a través de los umbrales a estados estables alternativos de la vegetación, resultando en una dinámica no lineal de la vegetación.</p> <p>-Aunque desaparezca el factor de perturbación, el cambio puede ser prácticamente irreversible, o reversible solo en una escala temporal muy larga o después de un conjunto diferente de eventos.</p> <p>-Expresa con mayor eficacia la naturaleza multivariante de la dinámica vegetal, pero no hace predicciones globales sobre la respuesta de la vegetación al pastoreo.</p>	
Modelo generalizado de Milchunas <i>et al.</i> (1988)	
<p>-Independiente de los modelos anteriores. La respuesta de las comunidades vegetales es función de la intensidad de pastoreo a lo largo de dos gradientes fundamentales, la precipitación (aproximación a la productividad) y la historia evolutiva del pastoreo.</p> <p>-La aridez y el pastoreo seleccionan rasgos funcionales convergentes (p.ej., estatura baja, hojas pequeñas, ciclo de vida anual, etc.). En los ecosistemas húmedos se seleccionan atributos divergentes, para la competencia por la luz (p.ej., estatura alta, hojas grandes, ciclo de vida perenne, etc.).</p> <p>-La vegetación se verá menos afectada cuanto mayor sea la historia evolutiva del pastoreo.</p> <p>-Cambios máximos en sistemas húmedos, con una historia de pastoreo breve y mínimos en sistemas áridos con una historia de pastoreo larga.</p>	

La **intensidad de pastoreo** es uno de los principales factores que condicionan la respuesta de las comunidades vegetales a la herbivoría. Cargas ganaderas bajas y moderadas pueden aumentar la diversidad y riqueza de especies mediante la disminución de los procesos de exclusión competitiva, el aumento de la dispersión de especies y de las perturbaciones del suelo, o incluso pueden no afectar a estos parámetros. Mientras que cargas ganaderas muy elevadas (sobrepastoreo), generalmente conducen a la disminución de las especies más sensibles al pastoreo y de las más palatables, al incremento de las especies más tolerantes y a la degradación y erosión del suelo, es decir, al empobrecimiento de la comunidad vegetal (Milchunas *et al.*, 1988; Noy-Meir *et al.*, 1989; Olf y Ritchie, 1998). Del mismo modo, se ha documentado que la productividad de las comunidades vegetales disminuye a medida que aumenta la intensidad de pastoreo, aunque una proporción significativa de estudios no detectan ningún impacto de la intensidad del pastoreo sobre la productividad, o incluso observan un pequeño impacto positivo en la misma (Milchunas y Lauenroth, 1993; Gillen y Sims, 2004). Bajo determinadas condiciones, el sobrepastoreo puede llegar a provocar cambios irreversibles en la vegetación (Van de Koppel y Rietkerk, 2000), dando origen a los denominados “nuevos ecosistemas” (Hobbs *et al.*, 2006), que derivados de la acción humana pueden existir en un estado estable tras el cese de las actividades antrópicas que los originaron.

La **evolución histórica del pastoreo** juega igualmente un papel determinante en el efecto que ejerce el pastoreo en las comunidades vegetales (Milchunas *et al.*, 1988; Wardle *et al.*, 2001; Díaz *et al.*, 2007). En los ecosistemas evolucionados bajo presión de herbívoros, las plantas poseen adaptaciones dirigidas a reducir el impacto del pastoreo (crecimiento postrado, meristemos basales, órganos de reserva subterráneos, etc.), por lo que este tendrá poco o ningún efecto sobre la comunidad vegetal (Milchunas *et al.*, 1988). En estos ecosistemas, el mantenimiento del pastoreo puede ser esencial para la conservación de sus características

estructurales y su composición específica y funcional (Knapp *et al.*, 1999; Suominen y Olofsson, 2000), incluso cuando este es llevado a cabo por herbívoros no nativos (Perevolotsky y Seligman, 1998; Fuhlendorf y Engle, 2001; Fuhlendorf *et al.*, 2006).

El impacto de los herbívoros en los ecosistemas también está condicionado por los gradientes ambientales de precipitación y fertilidad del suelo, expresados habitualmente como **gradientes de productividad** (Milchunas *et al.*, 1988; Olf y Ritchie, 1998). En ecosistemas húmedos y fértiles (productivos), las especies dominantes poseen características seleccionadas para la competencia por la luz, como estatura alta, hojas grandes y crecimiento erecto, que las hacen más vulnerables al efecto de los herbívoros (Osem *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007). En estos ecosistemas, el pastoreo conduce a la relajación de los procesos de exclusión competitiva y por tanto, al aumento de la riqueza y diversidad de especies. Por el contrario, en ecosistemas semiáridos y poco productivos, las plantas presentan adaptaciones al estrés hídrico, como estatura baja, hojas pequeñas, meristemas basales y ciclo de vida anual, que les confieren cierta tolerancia o resistencia al pastoreo, por lo que este tendrá efectos limitados sobre la comunidad vegetal (Milchunas *et al.*, 1988; Noy-Meir *et al.*, 1989; Milchunas y Lauenroth, 1993; Díaz *et al.*, 2001; Osem *et al.*, 2004). La interacción entre el efecto del pastoreo y la productividad de los ecosistemas se puede manifestar a escala local, p. ej., un gradiente topográfico equivalente a un gradiente de disponibilidad de recursos y productividad puede implicar cambios de diferente magnitud en la composición de especies en respuesta al pastoreo (Osem *et al.*, 2004). Los cambios interanuales de las precipitaciones y sus efectos sobre la productividad, también pueden interaccionar e incluso enmascarar los efectos del pastoreo sobre la comunidad vegetal (Biondini *et al.*, 1998; Fuhlendorf *et al.*, 2001; Osem *et al.*, 2002; Gillen y Sims, 2004).

Herbívoros de diferente tamaño y tipo interaccionan de forma desigual con la vegetación (Huston y Pinchack, 1991; Olf y Ritchie, 1998; Fritz y Loison, 2006). El tamaño corporal es un importante factor en la ecología nutritiva de los herbívoros, al estar relacionado con características anatómicas y fisiológicas (longitud del tracto gastrointestinal, capacidad digestiva, tamaño del arco mandibular, etc.) que condicionan los hábitos alimentarios (Shipley, 1999). Los grandes herbívoros, por lo general no-ramoneadores² (Fritz y Loison, 2006), con un arco mandibular y un tracto gastrointestinal mayor, pueden alimentarse de múltiples plantas y subsistir a base de grandes cantidades de alimento de baja calidad nutritiva, p. ej., las plantas dominantes de la comunidad vegetal (Olf y Ritchie, 1998; Gill, 2006; Rueda, 2006). Por el contrario, los ungulados de mediano y pequeño tamaño, por lo general ramoneadores³ o consumidores mixtos⁴ (Fritz y Loison, 2006), con un arco mandibular y un tracto gastrointestinal menor, seleccionan plantas individuales o incluso partes de las mismas con un alto contenido nutritivo, p. ej., especies subordinadas en la comunidad vegetal (Demment y Van Soest, 1985; Shipley, 1999).

El impacto de los herbívoros también varía en función del **tipo de ecosistema estudiado** (Zamora *et al.*, 2001; Alados *et al.*, 2004), ya que el grado de afección de los ecosistemas depende del tipo de vegetación dominante (vegetación leñosa *vs.* vegetación herbácea). En los ecosistemas mediterráneos las especies leñosas son, por lo general, más sensibles a la defoliación y el pisoteo que las especies herbáceas (Perevolotsky y Seligman, 1999; Saïd, 2001; Zamora *et al.*, 2001; Tzanopoulos *et al.*, 2007). En consecuencia, en ecosistemas dominados por este tipo de vegetación, el pastoreo intenso puede reducir la cobertura de las especies leñosas y revertir el curso de la sucesión vegetal, impidiendo la transición de vegetación

² Herbívoros que se alimentan principalmente de monocotiledóneas (90% de la dieta anual).

³ Herbívoros que se alimentan principalmente de dicotiledóneas (90% de la dieta anual).

⁴ Herbívoros con un 10-90% de dieta anual constituida por monocotiledóneas.

herbácea a vegetación leñosa (Carmel y Kadmon, 1999). Aunque presiones ganaderas moderadas pueden dar lugar a un sotobosque más abierto (Gill, 2006) y permitir el establecimiento de especies herbáceas intolerantes a la sombra y de especies pioneras, aumentando la diversidad (Alados *et al.*, 2004). Además, también pueden generar nichos de regeneración favorables para las especies arbustivas al reducir la cobertura de las especies herbáceas (Mitchell y Kirby, 1990; Alon y Kadmon, 1996). Por el contrario, en pastizales áridos, el pastoreo intensivo puede conducir a la invasión de los ecosistemas por especies arbustivas tolerantes al pastoreo (Milchunas y Lauenroth, 1993; Milton *et al.*, 1994; Jeltsch *et al.*, 1997).

Existen factores relacionados con la metodología de estudio que pueden afectar al resultado de la investigación del efecto del pastoreo en las comunidades vegetales. La **escala espacial** a la cual se realiza un estudio puede influir sobre los patrones revelados por el mismo (Wiens, 1989; Crawley, 1997; Olff y Ritchie, 1998; Hester *et al.*, 2006). La relevancia de la escala de estudio deriva de la alta dependencia que existe entre la riqueza de especies y la superficie de muestreo (Magurran, 2004). Además, los diferentes factores ambientales que interaccionan con la vegetación operan a distintas escalas espaciales, p. ej., los efectos del clima sobre la vegetación, evidentes a gran escala, pueden verse enmascarados a una escala menor debido a procesos de competencia interespecífica o a la presencia de micrositios con diferentes condiciones edáficas (Wiens, 1989). Los efectos del pastoreo no son constantes a lo largo de la escala espacial y podemos encontrar trabajos que afirman que el pastoreo aumenta la riqueza a pequeña escala, al reducir la exclusión competitiva y favorecer los nichos de regeneración, pero la disminuye a gran escala debido al incremento de las especies más resistentes y la desaparición de las más sensibles al pastoreo (Olff y Ritchie, 1998; Landsberg *et al.*, 2002). Por el contrario, otros estudios detectan que el número de especies aumenta como consecuencia de la presión de los herbívoros al incrementar la superficie de muestreo, pero disminuye en superficies de muestreo pequeñas debido a la abundancia de

parches de suelo desnudo (de Bello *et al.*, 2007), o que si bien la riqueza es mayor en presencia de herbívoros, a medida que aumentamos la escala de estudio las diferencias se vuelven insignificantes o incluso desaparecen (Dupré y Diekman, 2001).

Al igual que ocurre con la escala espacial, la **escala temporal** también puede afectar a los patrones de cambio de la vegetación detectados en respuesta a la herbivoría. Los estudios a corto plazo pueden verse influenciados por fluctuaciones debidas a parámetros ambientales como la precipitación, por lo que son los estudios a largo plazo los que permiten diferenciar las verdaderas tendencias de cambio de los ecosistemas de las fluctuaciones debidas a otros factores (Huntly, 1991; Bakker *et al.*, 1996; Fuhlendorf *et al.*, 2001). Asimismo, el efecto de los herbívoros sobre las variables como la cantidad y calidad de la biomasa, la composición de especies o el ciclo de nutrientes, tiene lugar a diferentes escalas temporales (Olofsson, 2006). Estos hechos ponen de manifiesto la necesidad de desarrollar estudios multi-escala, tanto desde el punto de vista temporal como desde el punto de vista espacial.

Pastoreo y conservación

Como se ha expuesto anteriormente, el impacto del pastoreo en las comunidades vegetales depende del contexto (gradiente ambiental, intensidad e historia de pastoreo y otros), que condiciona que los herbívoros afecten o no a la comunidad vegetal, y en su caso, la magnitud y la dirección de dicho efecto (fig. 1). En consecuencia, existen discursos discordantes en cuanto a la compatibilidad entre el pastoreo y la conservación de la diversidad, encontrando trabajos que abogan por la eliminación del pastoreo para promover la conservación de las comunidades vegetales (p. ej., Hill *et al.*, 1998; Fraser y Chisholm, 2000) y trabajos que consideran el pastoreo como la única manera de preservar determinados ecosistemas (p. ej., Perevolotsky y Seligman, 1998; Peco *et al.*, 2006). Esta situación, también puede ser resultado de dos factores de gran relevancia en este tipo de estudios, el grado de naturalidad y la introducción de

herbívoros. Los ecosistemas naturales evolucionados sin apenas presión de herbívoros, suelen presentar una alta proporción de plantas nativas y endémicas, que no han desarrollado mecanismos de resistencia a la herbivoría (Atkinson, 2001) y que por lo tanto, se ven perjudicadas por la introducción de herbívoros no nativos. Mientras que en ecosistemas naturales evolucionados bajo la presión de los herbívoros, el mantenimiento de estos animales es fundamental para su conservación (Knapp *et al.*, 1999). Por último, en los ecosistemas seminaturales o agroecosistemas, resultado de la explotación agrícola y ganadera de las comunidades vegetales naturales, y definidos como sistemas con recursos biológicos gestionados por el hombre con el objetivo de producir alimentos, bienes no alimentarios con valor social y servicios ambientales (Wood *et al.*, 2000), son las actividades ganaderas llevadas a cabo por las poblaciones locales a lo largo de la historia, las que han configurado la estructura y composición específica de la vegetación, por lo que la eliminación del pastoreo se considera pernicioso para su conservación (Perevolotsky y Seligman, 1998; Zamora *et al.*, 2001).

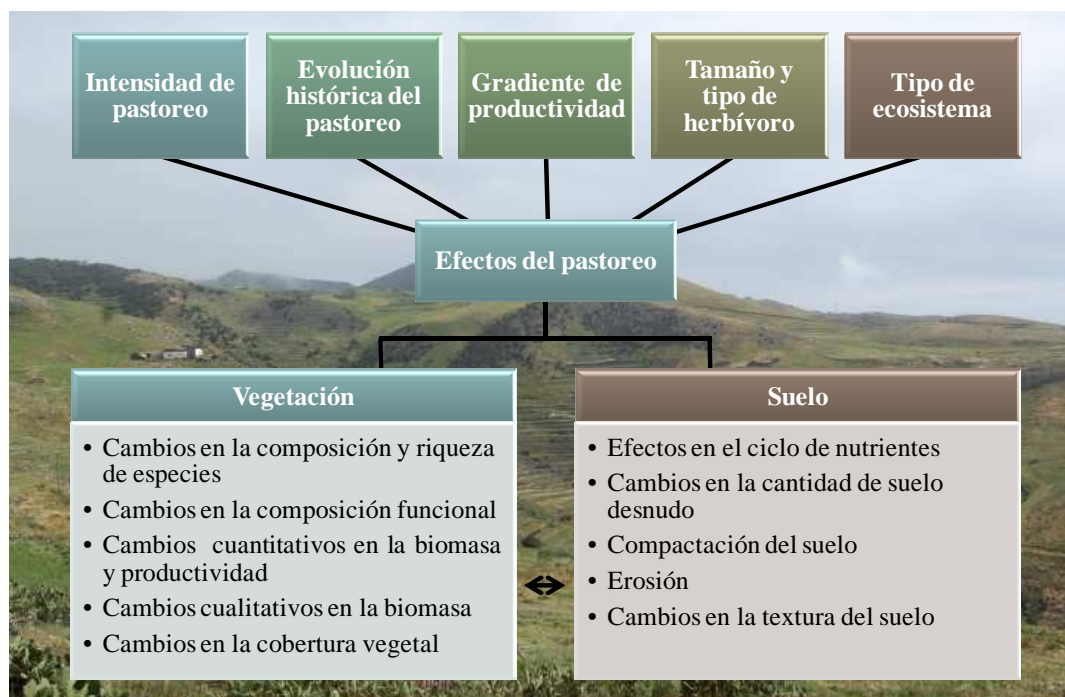


Figura 1: Principales factores que condicionan los efectos del pastoreo sobre la vegetación y el suelo.

Los ecosistemas seminaturales resultantes del efecto de los ungulados domésticos han sido percibidos tradicionalmente como sistemas degradados, por ser resultado de transformaciones sustanciales de las comunidades vegetales originales. Sin embargo, la actividad ganadera no es siempre la responsable directa de la transformación del paisaje, ya que en considerables ocasiones se desarrolla en paisajes previamente transformados por sistemas agrícolas (García *et al.*, 2012). Además, en determinados casos el pastoreo se convierte en una herramienta de gran utilidad para la conservación de las especies y ecosistemas evolucionados bajo la presión de los herbívoros (Fuhlendorf y Engle, 2001; Fuhlendorf *et al.*, 2006). Actualmente, se reconoce que los ecosistemas tradicionales poseen, además de importantes valores socioeconómicos y culturales, características biológicas y ecológicas deseables, que juegan un importante papel en la conservación de la fauna silvestre y que deben ser preservados, mediante una explotación sostenible (Perevolotsky y Seligman, 1998; Verdu *et al.*, 2002; Durant *et al.*, 2008; van Wieren y Bakker, 2008; Cocca *et al.*, 2012). Asimismo, el pastoreo suele considerarse como una actividad imprescindible para la conservación de las razas de ganado autóctonas y de las variedades semidomésticas de plantas evolucionadas bajo la presión ganadera (Rebollo y Gómez-Sal, 2003; de Bello, 2006) y, por lo tanto, es una herramienta fundamental para la conservación de sus valiosos recursos genéticos, algunos de los cuales se encuentran hoy en día en peligro de extinción (Bratton, 1988; Hall y Ruane, 2003; Alderson, 2009; Metera *et al.*, 2010). Tratar de maximizar los beneficios ambientales y biológicos de estos ecosistemas mediante su explotación sostenible, es quizás la única forma viable de gestionarlos, puesto que es muy difícil o incluso imposible, su recuperación mediante sucesión secundaria o su restauración en términos de tiempo, esfuerzo y recursos hasta un estado más natural (Barry *et al.*, 2006; Hobbs *et al.*, 2006; Choi *et al.*, 2008).

La mayor parte de literatura de la biología de conservación se centra en estudiar ecosistemas naturales, espacios naturales protegidos, especies en

peligro y puntos calientes de biodiversidad (Pimentel *et al.*, 1992; Wilcove, 1993; Baydack y Campa, 1999; Angermeier, 2000; Eken *et al.*, 2004). Sin embargo, en los últimos años, la preocupación por la conservación de los agroecosistemas ha aumentado (Krebs *et al.*, 1999; Benton *et al.*, 2003; Magurran, 2005; Durant *et al.*, 2008; Derner *et al.*, 2009; de Bello *et al.*, 2010; Klaus *et al.*, 2011; Cocca *et al.*, 2012), incrementando la literatura científica sobre la conservación de los ecosistemas ganaderos. Esto ha puesto de manifiesto los graves problemas de conservación a los que estos ecosistemas hacen frente, como son la degradación debida a la intensificación de los sistemas de producción, al abandono de las prácticas tradicionales, a su conversión en tierras agrícolas o la eliminación del pastoreo en determinadas áreas protegidas (Verdu *et al.*, 2002; Zechmeister *et al.*, 2003; Klimek *et al.*, 2007; Lanta *et al.*, 2009; García *et al.*, 2012). Recientemente se ha alegado que las prácticas ganaderas llevadas a cabo en el último siglo, como son el abandono de los sistemas tradicionales y la intensificación, están provocando la homogenización de los agroecosistemas a nivel global y la pérdida de sus característicos valores ambientales (Jongman, 2002; Benton *et al.*, 2003). Hecho confirmado por diversos estudios que indican que el manejo heterogéneo de los agroecosistemas, p. ej., la combinación de distintas intensidades de pastoreo y de zonas abandonadas, permite la coexistencia de especies más o menos sensibles al pastoreo, así como de especies tolerantes al mismo, generando un paisaje en mosaico que maximiza la diversidad de especies y de procesos ecológicos (Benton *et al.*, 2003; Fuhlendorf *et al.*, 2006; Derner *et al.*, 2009). De este modo, el ganado doméstico puede ser empleado como una herramienta para maximizar el valor de los ecosistemas seminaturales.

En resumen, la tendencia a la homogenización, y en consecuencia a la degradación, que experimentan actualmente los agroecosistemas, pone de manifiesto la necesidad de llevar a cabo estudios que permitan dirimir cuál es su respuesta a estos procesos de cambio global. Pero, para entender el impacto del pastoreo (o de su ausencia) y sus efectos sobre procesos

ecológicos tales como la composición específica y funcional, la diversidad, la productividad, etc., es necesario un análisis exhaustivo de los factores ambientales y metodológicos que condicionan el mismo. Adicionalmente, también es interesante considerar otros gradientes ambientales y antrópicos (altitud, orientación, distancia a núcleos urbanos, granjas y abrevaderos, sistema de gestión, etc.) de gran importancia a la hora de explicar la diversidad y la composición de especies de las comunidades vegetales (Forman y Alexander, 1998; Alston y Richardson, 2006; Todd, 2006; Pinke *et al.*, 2008). Aunque el impacto de los herbívoros es un elemento clave en la dinámica de los ecosistemas, existen multitud de factores que interactúan con el mismo, dificultando la generalización de las respuestas de las comunidades vegetales a cambios en los usos ganaderos y evidenciando la necesidad de desarrollar diseños experimentales específicos que permitan comprender la dinámica intrínseca de cada ecosistema.

El pastoreo caprino en Canarias

En las Islas Canarias, el debate sobre la compatibilidad entre el pastoreo y la conservación de la biodiversidad adquiere especial relevancia. Esto se debe, en primer lugar, a que los archipiélagos oceánicos poseen una diversidad y singularidad biológica considerable (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). El Archipiélago Canario con un 38,8 % de endemismos en su flora nativa y un 42,8 % de endemismos en su fauna nativa (Arechavaleta *et al.*, 2010), es una de las zonas con mayor diversidad de especies de la cuenca mediterránea (Myers y Cowling, 1999) y del continente europeo (Sundseth, 2009). La particularidad de sus especies y ecosistemas determina que aproximadamente el 40% de la superficie del Archipiélago se encuentre bajo alguna de las figuras de protección ambiental de la Red Canaria de Espacios Naturales Protegidos (ENP) (Gobierno de Canarias, 1994; fig. 2) y que prácticamente la mitad del territorio insular esté integrado en la Red Natura 2000. En segundo lugar, como se ha expuesto anteriormente, los

mamíferos introducidos son una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y degradación en ecosistemas insulares (Campbell y Donlan, 2005), aunque en el caso de Canarias no existen evidencias directas de extinciones vegetales causadas por vertebrados. En las Islas Canarias, el animal doméstico por excelencia, desde el punto de vista productivo, es la cabra (Bermejo, 2003), considerada una de las peores especies invasoras en sistemas insulares (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

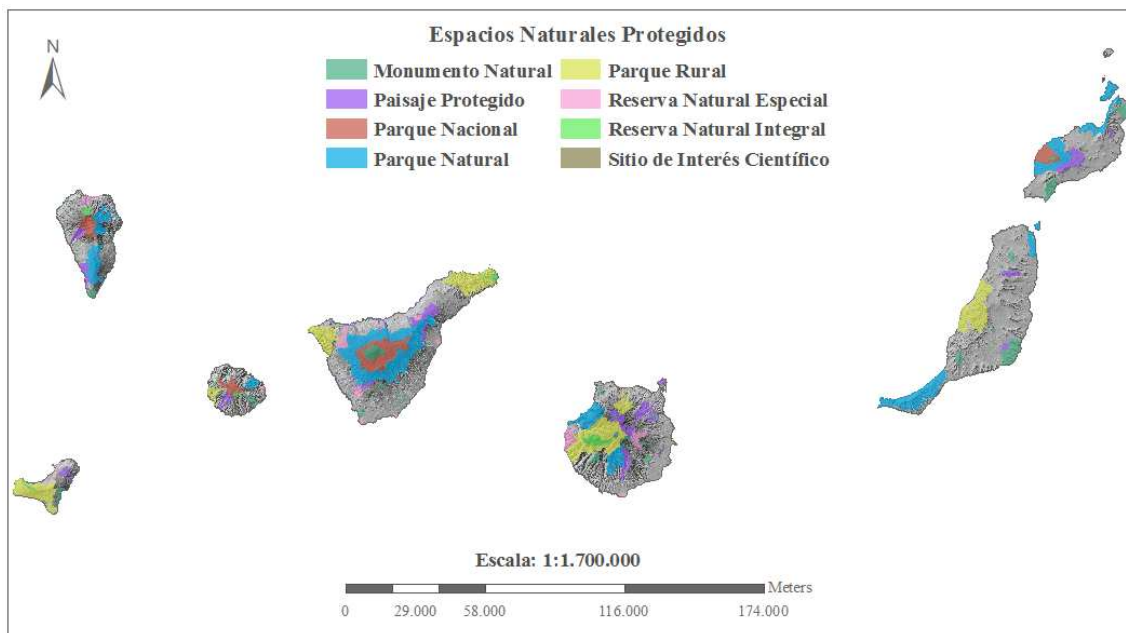


Figura 2: Espacios Naturales Protegidos de Canarias.

Evolución de la ganadería en Canarias

La historia ganadera de las Islas Canarias comienza con la llegada de los primeros habitantes en torno a 500 ó 200 años AC (Navarro *et al.*, 1990; Galván *et al.*, 1999). Las evidencias arqueológicas indican que los aborígenes canarios trajeron consigo diferentes especies animales, cerdos (*Sus domesticus*), cabras (*Capra hircus*), gatos (*Felis catus*), ovejas (*Ovis aries*), perros (*Canis familiaris*) y ratones comunes (*Mus musculus*), y vegetales, cebada (*Hordeum vulgare*), guisantes (*Pisum sativum*), habas (*Vicia faba*), higueras (*Ficus carica*), lentejas (*Lens culinaris*) y trigo duro (*Triticum durum*) (Morales *et al.*, 2009). Los restos fósiles también confirman la existencia previa al asentamiento humano de mamíferos

roedores con dietas eminentemente herbívoras, como las ratas gigantes de Tenerife (*Canariomys bravoii*) y Gran Canaria (*Canariomys tamarani*) y el ratón del malpaís de las islas orientales (*Malpaisomys insularis*) (Firmat *et al.*, 2010, 2011). También existieron, y en algunos casos aún existen, reptiles con un importante porcentaje de material vegetal en sus dietas, como tortugas (*Geochelone* spp.) y lagartos (*Gallotia* spp.) (Martínez, 1981; Carretero *et al.*, 2006; Mateo *et al.*, 2009; Hansen *et al.*, 2010). Sin embargo, hasta la llegada del hombre, los ecosistemas insulares habían evolucionado sin la presión de los herbívoros ungulados y esta primera oleada de asentamiento humano, pudo tener un fuerte impacto sobre los ecosistemas canarios (Cabrera, 2001; de Nascimento *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2009).

La ganadería caprina era una de las principales actividades de las sociedades aborígenes (Alberto-Barroso, 2004), que desarrollaron lo que Aguilera *et al.* (1994) denominan “estrategia tradicional canaria de aprovechamiento vertical y múltiple de los ecosistemas” consistente en la combinación de actividades productivas realizadas, simultáneamente, a diferentes cotas altitudinales. Estos autores dividen los sistemas de producción animal en dos grupos i) la ganadería estabulada doméstica, donde un pequeño número de animales eran mantenidos en los asentamientos de las zonas de medianías, y ii) la ganadería extensiva o de suelta, caracterizada por grandes rebaños, fundamentalmente de cabras, que se desplazaban por el territorio en una estrategia trashumante que aprovechaba la estacionalidad de los recursos en los ecosistemas de costa y de cumbre. Aunque la introducción de los ungulados domésticos pudo haber causado un impacto considerable en los ecosistemas, hoy en día podemos considerar a los sistemas de pastoreo tradicional como un claro ejemplo de lo que Norgaard (1984) define como desarrollo coevolucionario (Sabaté, 2001), en el que los intercambios y adaptaciones entre seres humanos (socioecosistema) y medio ambiente (ecosistema) generan un conjunto de conocimientos, que permiten la optimización de los recursos y que

caracterizan a las diferentes regiones y culturas (Sabaté, 2001; Bermejo, 2003). El desarrollo coevolucionario implica la existencia de un superávit energético, superior al necesario para el mantenimiento del sociosistema y del ecosistema, es decir, supone la explotación sostenible de los recursos naturales (Bermejo, 2003).

Tras la conquista de las islas en el siglo XV por la Corona de Castilla, la alteración y destrucción de los ecosistemas insulares se acrecentó notablemente en respuesta al aumento de la población humana y el resultante incremento de la explotación agrícola, ganadera y forestal de los mismos (García *et al.*, 2001). Los sistemas de pastoreo tradicional perduraron en los siglos posteriores a la conquista y el ganado caprino siguió siendo el más numeroso, por ser el mejor capacitado para adaptarse a la orografía y condiciones climáticas de las Islas Canarias (Pérez-Vidal, 1963; Lobo, 1998). El pastoreo trashumante constituyó el sistema de producción caprina más importante en Canarias hasta mediados del siglo XX, momento a partir del cual la evolución de la ganadería queda marcada por un proceso de marginalización originado por la presión legal⁵ y de la agricultura intensiva de exportación, en los años 50, y del sector turístico y urbanístico a partir de la década de los 60 (Bermejo, 2003). Estos cambios socioeconómicos condujeron a la mayoría de los sistemas de producción caprina a la intensificación y el abandono, al igual que ocurrió en el resto de España y países desarrollados (Marrero y Capote, 2001). Los sistemas tradicionales pervivieron en forma de sistemas extensivos y semiextensivos, caracterizados por la combinación de pastoreo continuo o rotacional y alimentos adquiridos en el mercado (Mata *et al.*, 2001).

A pesar de los cambios socioeconómicos acaecidos en la segunda mitad del siglo XX y de la disminución generalizada del ganado caprino en

⁵ La prohibición del pastoreo en el Parque Nacional del Teide y en el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente, declarados como tal en 1954, y la limitación del pastoreo por la Ley y Decreto de Montes (Ley de 8 de junio de 1957, de montes y decreto 485/1962, de 22 de febrero), impidieron el uso ganadero de las áreas de cumbre destinadas tradicionalmente al pastoreo entre final de la primavera y otoño.

otras regiones de la geografía española, en las Islas Canarias el censo caprino mantuvo las mayores tasas de crecimiento del país, ya que, al ser el tipo de ganado mejor adaptado a las islas, resultaba el más rentable (Rubio, 1991; Méndez, 1992; Segura y Barrera, 2008), especialmente teniendo en cuenta que Canarias es la región española con mayor producción y demanda de quesos artesanos. Esta tendencia de crecimiento es especialmente acusada a partir de la década de los 90 (fig. 3), hecho que puede explicarse, por un lado, por la integración del Archipiélago en la Política Agrícola Común (PAC) de la Unión Europea, que supuso la recepción de subvenciones destinadas a paliar las limitaciones del sector primario, resultantes de la lejanía, insularidad, fragmentación del territorio, posición geográfica y orografía (Barrera y Segura, 2008; Portugués, 2008). Por otro lado, el incremento de los sistemas de producción intensivos, con mayor número de animales por unidad de superficie, en detrimento de los sistemas de pastoreo tradicional (Peláez, 2002; Bermejo, 2003), también ha contribuido a la tendencia al alza del censo caprino.

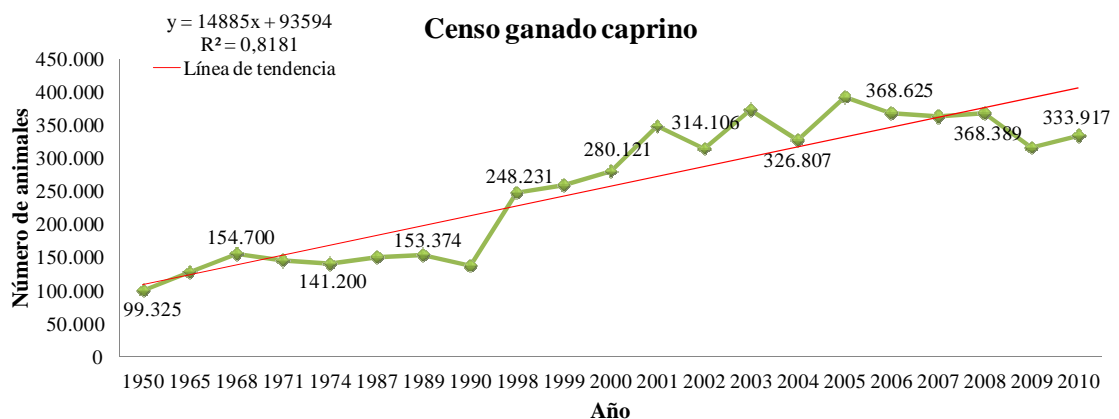


Figura 3: Evolución del censo caprino en Canarias entre los años 1950 y 2010. Fuente: Méndez (1992) e Instituto Canario de Estadística (2012).

Los más de 2000 años de historia de pastoreo del Archipiélago han resultado en la evolución de las cabras prehispánicas en tres razas nativas genéticamente diferenciadas (Martínez *et al.*, 2006), con gran interés agropecuario y destacada importancia genética (Capote *et al.*, 2005). La conservación de algunas de estas razas, como por ejemplo la cabra palmera, depende, en gran medida, del mantenimiento de los sistemas de pastoreo

tradicional (Bermejo, 2003). Simultáneamente, esta historia de influencia humana ha generado agroecosistemas con importantes valores socioeconómicos, culturales y paisajísticos, reconocidos por la Ley Canaria de ENP por medio de la figura de protección de Parque Rural, “Espacios Naturales amplios, en los que coexisten actividades agrícolas y ganaderas o pesqueras, con otras de especial interés natural y ecológico, conformando un paisaje de gran interés ecocultural que precise su conservación. Su declaración tiene por objeto la conservación de todo el conjunto y promover a su vez el desarrollo armónico de las poblaciones locales y mejoras en sus condiciones de vida, no siendo compatibles los nuevos usos ajenos a esta finalidad” (Gobierno de Canarias, 1994). Además, en Europa el pastoreo extensivo es subvencionado por las políticas agroambientales de la PAC al ser considerado un servicio ecosistémico, un sistema de explotación sostenible, que contribuye a la conservación de los agroecosistemas, la biodiversidad y las razas autóctonas (Commission of the European Communities, 2001). Sin embargo, en el Libro Rojo de Especies Vegetales Amenazadas de Canarias (Gómez, 1996) el sobrepastoreo es considerado el factor que más negativamente influye sobre la flora vascular endémica de las Islas (García *et al.*, 2001). Hecho que evidencia la necesidad de compatibilizar las prácticas ganaderas y la conservación de la biodiversidad del Archipiélago.

Pastoreo y medio ambiente en Canarias

La literatura científica referente al efecto del pastoreo en los ecosistemas canarios no es muy abundante, existiendo investigadores que afirman que la eliminación del ganado de los ENP se ha realizado sin una base científica adecuada (Capote, 2006). Podemos comenzar a repasar los estudios realizados en Canarias con dos trabajos centrados en el hábito alimenticio de los ungulados introducidos. Por un lado, Nogales *et al.* (1992) detectaron que la dieta de las cabras cimarronas de los pinares de Pajonales, Ojeada e Inagua (Gran Canaria; declarados Reserva Natural

Integral de Inagua en 1994) incluía diversos endemismos, sugiriendo la erradicación de las cabras cimarronas y el control de la actividad ganadera en esta zona protegida. Por otro lado, Rodríguez-Piñero y Rodríguez-Luengo (1993) en su estudio de la dieta del muflón de Córcega (*Ovis orientalis*) y del arruí (*Ammotragus lervia*), introducidos en la década de los 70 y con poblaciones localizadas, fundamentalmente, en el Parque Nacional del Teide y el Parque Natural de la Corona Forestal (Tenerife) y en el Parque Nacional de La Caldera de Taburiente (La Palma), respectivamente, proporcionaron también datos observacionales de la dieta de las cabras, concluyendo que son los ungulados los que incluyen el mayor porcentaje de especies amenazadas en su dieta.

Siguiendo por orden cronológico, Arévalo *et al.* (2007) analizaron el efecto que el aumento del censo caprino, experimentado en el década de los 90, tuvo en la composición y riqueza de especies, nutrientes del suelo y valor nutritivo de los pastizales del Parque Rural de Teno (Tenerife). Los resultados indicaron un incremento del contenido de fósforo del suelo y una disminución de la riqueza de especies, pero en este caso los autores sugieren la apertura de nuevas áreas de pastoreo en la zona para permitir la expansión del número de animales con efectos mínimos en la vegetación y en los ciclos de nutrientes del suelo. Peña *et al.* (2008) investigaron el efecto de la exclusión del pastoreo tradicional en la cobertura y diversidad vegetal de los ecosistemas seminaturales de los Parques Rurales de Anaga y Teno (Tenerife) y del Parque Rural de Valle Gran Rey (La Gomera). Según sus resultados la ausencia de pastoreo conduce al aumento moderado de la cobertura de las especies más competitivas, que desplazan a las menos competitivas y disminuyen la diversidad, concluyendo que el pastoreo promueve la coexistencia y favorece la diversidad específica.

De Nascimento *et al.* (2010) estudiaron los efectos del pastoreo tradicional en la productividad y riqueza de especies en diferentes ecosistemas de la isla de La Palma (pastizales, matorrales de sustitución y

pinarés). En este estudio el pastoreo no afectó a la riqueza de especies, pero aumentó la productividad de las especies herbáceas en los ecosistemas de pinar, revelando la dependencia que existe entre el efecto del pastoreo y la comunidad vegetal estudiada. Los escasos cambios en la cobertura y productividad vegetal encontrados en los dos últimos estudios, contradicen la notable pérdida de vegetación que el pastoreo causa en Fuerteventura, según el estudio de Carrete *et al.* (2009). Sin embargo, la diferencia en los resultados puede ser explicada por la mayor aridez de la isla de Fuerteventura y por las elevadas presiones ganaderas analizadas por Carrete *et al.* (2009), dos de los principales factores condicionantes del efecto del pastoreo en las comunidades vegetales (Milchunas y Lauenroth, 1993).

Garzón-Machado *et al.* (2010) analizaron el efecto conjunto del arruí, las cabras cimarronas y los conejos en la regeneración de cuatro especies de leguminosas endémicas de los pinares canarios en el Parque Nacional de La Caldera de Taburiente (La Palma), tras su siembra en parcelas excluidas y abiertas a los herbívoros. Los resultados revelaron un impacto altamente negativo de la herbivoría sobre la regeneración de las especies estudiadas, por lo que los autores concluyen que la erradicación de los herbívoros introducidos es necesaria para garantizar la conservación del Parque Nacional. Arévalo *et al.* (2011) estudiaron los efectos a largo plazo (más de 10 años) del abandono del pastoreo sobre la riqueza y la composición de especies de los pastizales del Parque Rural de Valle Gran Rey (La Gomera). Los resultados no mostraron cambios en la riqueza, pero sí en la composición de especies, como resultado de la mayor abundancia de especies herbáceas, típicas de pastizales, en los ecosistemas pastoreados, aunque diversos endemismos canarios también fueron comunes en las áreas de pastoreo. Los autores expresaron su preocupación por el efecto negativo que, el abandono del pastoreo tradicional, podría tener sobre la conservación de los ecosistemas seminaturales.

Aunque no se centran en el impacto del pastoreo sobre los ecosistemas, los estudios de Salvà-Catarineu y Romo-Díez (2008) y Otto *et al.* (2010) obtienen conclusiones contradictorias con respecto al efecto de las cabras en la regeneración de la sabina canaria (*Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*). El primer estudio (Salvà-Catarineu y Romo Díez, 2008) se llevó a cabo en el isla de El Hierro y determinó que el pastoreo de cabras y ovejas afecta negativamente a la regeneración de la sabina. Mientras que el segundo estudio (Otto *et al.*, 2010), realizado en la isla de Tenerife, no detectó impacto alguno del pastoreo caprino en la regeneración de esta especie. En este caso, el tipo de ganado o la intensidad de pastoreo pueden haber condicionado la magnitud de la respuesta de la vegetación (Milchunas y Lauenroth, 1993; Olf y Ritchie, 1998).

Merece la pena destacar algunos estudios que profundizan en el efecto del pastoreo sobre la fauna, concretamente sobre las comunidades de aves. En las grandes praderas norteamericanas existe una relación positiva entre el gradiente estructural de la vegetación (mayor o menor cobertura de especies herbáceas y arbustivas) causado por diferentes intensidades de pastoreo y la diversidad de la avifauna (Fuhlendorf *et al.*, 2006; Derner *et al.*, 2009), hecho que condujo a Bermejo y Lauenroth (2012) a realizar una revisión bibliográfica de la selección de hábitat realizada por diferentes aves de la isla de Fuerteventura y sobre los efectos del pastoreo en la vegetación de las Islas. Estos autores sugieren que, al igual que en las praderas norteamericanas, el pastoreo tradicional puede aplicarse como una herramienta para potenciar la diversidad de hábitats y, en consecuencia, la diversidad de aves en los ecosistemas seminaturales, aunque aluden a la necesidad de estudios a largo plazo que confirmen esta hipótesis. Para esta misma isla, Gangoso *et al.* (2006) sostienen que aunque el pastoreo puede tener efectos negativos sobre las especies de plantas endémicas, es una actividad fundamental para la conservación de distintas subespecies endémicas de aves carroñeras, advirtiendo de los peligros que la reducción y la intensificación de la cabaña ganadera puede tener en estas aves. No

obstante, Carrete *et al.* (2009) detectan que las actividades ganaderas pueden favorecer determinadas enfermedades nutritivas e infecciosas en algunas especies de aves que se alimentan en los entornos de las explotaciones ganaderas.

En resumen, aunque la cabra es un animal introducido por el hombre, los más de 2000 años de historia evolutiva de pastoreo con los que cuentan las Islas Canarias, determinan que las actividades ganaderas, los ecosistemas derivados y las razas caprinas, cuenten con importantes valores socioeconómicos, culturales, genéticos, paisajísticos y ecológicos (Capote *et al.*, 2005; Arévalo *et al.*, 2012; Bermejo y Lauenroth, 2012). Actualmente, los sistemas de pastoreo tradicional se encuentran amenazados por la tendencia al abandono y la intensificación de los sistemas de producción (Bermejo, 2003). La actividad ganadera debe compatibilizarse con la protección de los valores naturales del territorio insular y con la conservación de las especies endémicas. Sin embargo, suele ser considerada perjudicial para este fin y está restringida en muchos de los instrumentos de ordenación de los espacios naturales protegidos, lo que limita aún más la práctica del pastoreo. De forma general, la promoción del pastoreo caprino, controlando la presión, es recomendada como una forma de mantener el uso sostenible del paisaje, los valores culturales y la biodiversidad de los ecosistemas seminaturales (Bermejo, 2003; Arévalo *et al.*, 2007, 2011, 2012; de Nascimento *et al.* 2010). Por otra parte, cuando el pastoreo caprino representa una amenaza para las poblaciones de plantas endémicas y en peligro de extinción, la erradicación de las cabras silvestres, la restricción del pastoreo y el control del número de animales es recomendable (Nogales *et al.*, 1992; Rodríguez-Piñero y Rodríguez Luengo, 1993; Garzón-Machado *et al.*, 2010).

Justificación y estructura de la Tesis Doctoral

Como se ha expuesto en los apartados anteriores el análisis del efecto del pastoreo en los ecosistemas de las Islas Canarias arroja conclusiones contradictorias, debido fundamentalmente a i) las diferencias entre los ecosistemas de estudio, naturales *vs.* seminaturales. En estos últimos las especies endémicas, más sensibles al pastoreo, ya han desaparecido debido a la actividad antrópica, estando actualmente dominados por especies herbáceas y arbustos autóctonos, principalmente de origen mediterráneo (Santos, 2001; del Arco *et al.*, 2010). Estas especies pueden ser tolerantes al pastoreo, lo que determina que la conservación de estos ecosistemas dependa de esta actividad ganadera (Perevolotsky y Seligman, 1998); ii) la amplia gama de condiciones climáticas que existen en las Islas que, como hemos visto, afectan a la respuesta de las comunidades vegetales al pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988; Osem *et al.*, 2002); iii) la existencia de diferentes sistemas de producción ganadera (sistemas intensivos *vs.* sistemas extensivos y diferentes intensidades de pastoreo) que ejercen diversos grados de presión sobre los ecosistemas condicionando el efecto del pastoreo en los mismos (Milchunas y Lauenroth, 1993); iv) los distintos tipos de herbívoros que actúan de forma conjunta sobre la vegetación (p. ej., conejos, cabras, arruís, etc.) (Olf y Ritchie, 1998).

La relevancia del pastoreo caprino tradicional, la alta dependencia del contexto de sus efectos sobre la vegetación y la tendencia al abandono y la intensificación de los sistemas de pastoreo extensivo, ponen de manifiesto la necesidad de llevar a cabo estudios específicos que permitan conocer el efecto del pastoreo en los ecosistemas, especialmente en aquellos que se encuentran en ENP. Adicionalmente, la existencia de una figura de protección ambiental específica de la Ley Canaria de ENP, la de Parque Rural (fig. 2), que hace hincapié en la conservación de las actividades tradicionales y de los ecosistemas derivados de las mismas, indica la

importancia de analizar el efecto del pastoreo tradicional en los ecosistemas seminaturales englobados bajo esta figura de protección. En un marco donde el abandono de las actividades agrícolas y ganaderas tradicionales es cada día más común, un enfoque útil para ello es evaluar cómo evolucionan estas comunidades vegetales tras el abandono del pastoreo tradicional y cómo se ven afectadas por los diversos factores que condicionan los efectos del pastoreo, como la intensidad ganadera, la comunidad vegetal y la escala espacial y temporal de estudio.

Esta tesis aborda diversos aspectos del efecto del abandono del pastoreo caprino tradicional en las comunidades vegetales y de forma específica comprende los siguientes artículos:

- I. Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M., Bermejo, L.A. y Arévalo, J.R. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Island pasture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 132: 276-282.

Este artículo trata de dirimir cuáles serán los efectos a corto plazo de la exclusión del pastoreo tradicional en la diversidad, riqueza y composición de especies de los pastizales del Parque Rural de Teno, en la isla de Tenerife.

La disponibilidad de nutrientes en el suelo afecta a la estructura y composición de las comunidades vegetales, por lo que en este trabajo se ha incluido el análisis de la composición química del suelo para evaluar cuál es el efecto de la exclusión del pastoreo en la misma y determinar cómo la composición química del suelo afecta a la composición de especies de los ecosistemas seminaturales analizados.

La escala espacial a la cual se estudia una comunidad vegetal puede influir notablemente en los resultados obtenidos. Por lo tanto, en este trabajo se incluyen múltiples escalas de estudio, empleando parcelas que varían entre 0,01 m² y 100 m². Esta metodología tiene como

objetivo determinar si el efecto del abandono del pastoreo en la comunidad vegetal es dependiente o no de la escala de estudio.

- II.** Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M. y Arévalo, J.R. 2011. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5 year study in Tenerife pastures (Canary Islands). *Plant Ecology* 212: 423-432.

Este segundo artículo pretende complementar los resultados obtenidos en el trabajo anterior. En concreto este trabajo se centra en el estudio de la riqueza, como un componente fundamental de la diversidad, con el objetivo principal de profundizar en la relación que existe entre el efecto de la exclusión del pastoreo en la riqueza de especies y la escala espacial analizada (0,01 m²-100 m²). Para ello se recurre al análisis de curvas de acumulación de especies y de la relación especies-área ($S = cA^z$). También se trata de determinar cómo la dinámica temporal (efecto de la variabilidad climática) condiciona estos efectos.

- III.** Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Fernández-Lugo, S., Mata, J., Bermejo, L. 2011. Grazing effects on species composition depends on the vegetation stand (La Palma, Canary Islands). *Acta Oecologica* 37: 230-238.

Este artículo se centra en determinar si los efectos del abandono a largo plazo del pastoreo en la composición y riqueza de especies dependen de la comunidad vegetal estudiada.

Adicionalmente, se evalúa si otras variables relevantes en la relación entre los herbívoros y las comunidades vegetales, como son el contenido en materia orgánica del suelo y la productividad primaria neta, se ven afectadas por el abandono del pastoreo.

Se estudian ecosistemas de pastizal, matorrales de sustitución y pinares, principales formaciones vegetales donde el pastoreo caprino tiene lugar en la isla de La Palma. También se trata de determinar si el

efecto que ejercen las variables abióticas (altitud, distancia a núcleos urbanos y distancia a granjas) sobre la composición de especies es más o menos importante que el efecto del pastoreo.

- IV. Fernández-Lugo, S., Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Mata, J. y Bermejo, L.A. 2013. Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Applied Vegetation Science* 16: 74-83.

Uno de los factores más importantes a la hora de condicionar los efectos de los herbívoros sobre las comunidades vegetales es la intensidad de pastoreo. Por eso, este artículo se centra en determinar cómo se ven afectados los ecosistemas seminaturales del Parque Rural de Anaga (Tenerife) por diferentes regímenes de pastoreo: abandono a largo plazo del pastoreo, pastoreo con cargas ganaderas⁶ bajas y pastoreo con cargas ganaderas elevadas.

De forma específica las variables analizadas son la composición y diversidad de especies y la estructura de la vegetación, examinada en términos de cambios en la frecuencia de grupos funcionales, de suelo desnudo y de las especies nativas, endémicas e introducidas.

Se evalúa también si la orientación de la zona de estudio (norte vs. sur) condiciona los efectos del régimen de pastoreo en la vegetación.

- V. Fernández-Lugo, S., Bermejo, L.A., de Nascimento, L., Méndez, J., Naranjo-Cigala, A. y Arévalo, J.R. Productivity: Key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil.

⁶ La Carga ganadera se describe como la cantidad de Unidades Animales (UA) en términos de necesidades alimenticias por unidad de superficie que existe en un determinado área durante un tiempo determinado. Una UA se corresponde con la cantidad de Unidades Forrajeras Leche (UFL) que consume diariamente una vaca seca de 455 kg de peso vivo (4 UFL). UFL se definen como la energía neta contenida en un kg de cebada media para la producción de leche (1700 kcal). Las correspondencias con el resto de los tipos de ganado se calculan en función de las necesidades de los animales (p.ej., caprino en producción 0,45 UA animal⁻¹, caprino que no está en no producción 0,26 UA animal⁻¹) (Mata *et al.*, 2000).

La principal cuestión a la que trata de responder este artículo es si el efecto a corto plazo de la exclusión del pastoreo sobre la vegetación y la composición química del suelo depende de la productividad primaria de la zona de estudio, viéndose esta última como una expresión del clima y de la fertilidad del suelo.

En concreto se estudia el efecto de la exclusión del pastoreo en la composición funcional y de especies, la fertilidad del suelo y el valor nutritivo de la biomasa de ecosistemas de pastizal, localizados en el Parque Rural de Anaga (Tenerife), más húmedo y productivo, y en el Parque Rural de Valle Gran Rey (La Gomera), más seco y menos productivo.

Seguendo el Reglamento de Enseñanzas Oficiales de Máster y Doctorado de la Universidad de La Laguna (B.O.E. nº31, 16 de febrero de 2009), esta tesis se presenta en la modalidad de compendio de publicaciones recogida en el artículo 17. En base a esta normativa se incluyen en la memoria la presente introducción general, un resumen global de los objetivos de la investigación, de la metodología aplicada, de los resultados obtenidos, de la discusión de estos resultados y de las conclusiones finales y una copia completa de los trabajos publicados.

Referencias

- Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Fernández-Palacios, J.M., Rodríguez, A., Sabaté, F. y Sánchez, J. 1994. *Canarias. Economía, Ecología y Medio Ambiente*. Francisco Lemus Editor, S/C de Tenerife, España.
- Alados, C., El Aich, A., Papanastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D. y Cabezudo, B. 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180: 523-535.
- Alberto-Barroso, V., 2004. De carne y hueso. La ganadería en época prehistórica. *El Pajar. Cuadernos de Etnografía Canaria* 18: 4-8.
- Alderson, L. 2009. Breeds at risk: Definition and measurement of the factors which determine endangerment. *Livestock Science* 16: 1170-1175.
- Allen, C.D. y Breshears, D.D. 1998: Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 14839-14842.
- Allen, M.S., Hamilton, R.G., Melcher, U. y Palmer, M.W. 2009. *Lessons from the prairie: Research at The Nature Conservancy's Tallgrass Prairie Preserve*. Oklahoma Academy of Sciences, Stillwater (Oklahoma), Estados Unidos.
- Alon, G. y Kadmon, R. 1996. Effect of successional stages on the establishment of *Quercus calliprinos* in an East Mediterranean maquis. *Israel Journal of Plant Sciences* 44: 335-345.
- Alston, K. y Richardson, D.M. 2006. The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* 132: 183-198.
- Angermeier, P.L. 2000. The natural imperative for biological conservation. *Conservation Biology* 14: 373-381.
- Arechavaleta, M., Rodríguez, S., Zurita, N. y García, A. 2010. *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, España.
- Arévalo, J.R., Chinaa, E. y Barquín, E. 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118: 291-296.
- Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Fernández-Lugo, S., Camacho, A., Mata, J. y Bermejo, L. 2011. Effects of abandoning long-term goat grazing on species composition and species richness of pastures at

- La Gomera, Canary Islands. *Spanish Journal of Agricultural Research* 9: 113-123.
- Arévalo, J.R., Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L. y Bermejo, L.A. 2012. Grazing Management and Impact in the Canary Islands: Rethinking Sustainable Use. En Arévalo, J.R. (ed.) *Grazing Ecology: Vegetation and Soil Impact*, pp. 00-00. Nova Publishers, ISBN 978-1-62100-436-3.
- Atkinson, I.A.E. 2001. Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* 99: 81-96.
- Bagchi, S. y Ritchie, M.E. 2010. Herbivore effects on above- and belowground plant production and soil nitrogen availability in the Trans-Himalayan shrub-steppes. *Oecologia* 164: 1075-82.
- Bakker, E.S., Olf, H., Boekhoff, M., Gleichman, J.M. y Berendse, F. 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138: 91-101.
- Bakker, E.S., Olf, H., Willems, J.H. y Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 7: 147-156.
- Barrera, B. y Segura, F. 2008. Impacto de las medidas agrícolas del POSEI 1993-2006. *Hacienda Canaria* 24: 99-109.
- Barry, S., Larson, S. y George, M. 2006. California native grasslands: a historical perspective: a guide for developing realistic restoration objectives. *Grasslands, A Publication of the Native Grass Association* 5: 7-11.
- Baydack, R.K. y Campa, III H.C. 1999. Setting the context. En Baydack, R.K., Campa, III H.C. y Haufler, J.B. (eds.) *Practical Approaches to the Conservation of Biological Diversity*, pp. 3-16. Island Press, Washington D.C., Estados Unidos.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bermejo, L.A. 2003. *Conservación de los recursos genéticos caprinos en los espacios protegidos de canarias: impacto social y ambiental*. Mata, J. y Delgado, J.V. (dir.). Tesis doctoral, Universidad de Córdoba, Córdoba, España.
- Bermejo, L.A. y Lauenroth, W.K. 2012. Conservation Grazing Management: A Novel Approach to Livestock Management and Biodiversity Conservation on the Canary Islands. *Journal of Sustainable Agriculture* 36: 744-758.
- Biondini, M.E., Patton, B.D. y Nyren, P.E. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a Northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications* 8: 469-479.

- Bond, W.J., Woodward, F.I. y Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525-538.
- Bratton, S.P. 1988. Minor breeds and major genetic losses. *Conservation Biology* 2: 297-299.
- Bryant, J.P., Provenza, F.D., Pastor, J., Reichardt, P.B., Clausen, T.P. y du Toit, J.T. 1991. Interactions between woody plants and browsing animals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 431-46.
- Cabrera, J.C. 2001. Poblamiento e impacto aborigen. En: Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 241-246. Editorial Turquesa, S/C de Tenerife, España.
- Campbell, K. y Donlan, C.J. 2005. Feral goat eradications on islands. *Conservation Biology* 19: 1362-1374.
- Capote, J. 2006. Pastores en trashumancia. Expulsados de muchos sitios sin base científica. *Ruta Archipiélago* 19: 8-8.
- Capote, J., Fresno, M., Castro, N. y Argüello, A. 2005. Sistemas de explotación de pequeños rumiantes: razas autóctonas y exóticas. *Canarias Agraria y Pesquera* 74: 20-27.
- Carmel, Y. y Kadmon, R. 1999. Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology* 145: 243-254.
- Carrete, M., Serrano, D., Illera, J.C., López, G., Vögeli, M., Delgado, A. y Tella, J. 2009. Goats, birds, and emergent diseases: apparent and hidden effects of exotic species in an island environment. *Ecological Applications* 19: 840-853.
- Carretero, M.A., Roca, V., Martín, J.E., Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X. y Mateos, J. 2006. Diet and helminth parasites in the Gran Canaria giant lizard, *Gallotia stehlini*. *Revista Española de Herpetología* 20: 105-117.
- Casado, M.A., Castro, I., Ramírez-Sanz, L., Costa-Tenorio, M., de Miguel, J.M. y Pineda, F.D. 2004. Herbaceous plant richness and vegetation cover in Mediterranean grasslands and shrublands. *Plant Ecology* 170: 83-91.
- Castro, H. y Freitas, H. 2009. Aboveground biomass and productivity in the Montado: from herbaceous to shrub dominated communities. *Journal of Arid Environments* 73: 506-511.
- Choi, Y.D., Temperton, V.M., Allen, E.B., Grootjans, A.P., Halassy, M., Hobbs, R.J., Naeth, M.A. y Torok, K. 2008. Ecological restoration for future sustainability in a changing environment. *Ecoscience* 15: 53-64.

- Cingolani, A.M., Noy-meir, I. y Díaz, S. 2009. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15: 757-773.
- Coblentz, B.E. 1978. The effect of feral goats (*Capra hircus*) on island ecosystems. *Conservation Biology* 4: 261-265.
- Cocca, G., Sturaro, E., Gallo, L. y Ramanzin, M. 2012. Is the abandonment of traditional livestock farming systems the main driver of mountain landscape change in Alpine areas? *Land Use Policy* 29: 878-886.
- Commission of the European Communities 2001. *Biodiversity action plan for agriculture, vol. III, COM*. Communication from the Commission to the Council and the European Parliament, European Commission, Bruselas.
- Crawley, M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 401-474. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- De Bello, F. 2006. Consecuencias de los cambios de presión ganadera sobre la estructura de la vegetación a lo largo de gradientes climáticos. *Ecosistemas* 15: 106-112.
- De Bello, F., Lavorel, S., Gerhold, P., Reier, Ü. y Pärtel, M. 2010. A biodiversity indication framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation* 143: 9-17.
- De Bello, F., Lepš, J. y Sebastià, M.T. 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34.
- De Nascimento, L., Bermejo, L.A., Saro, I., Fernández-Lugo, S. y Mata J. 2010. Relationship between herbaceous productivity and species richness in grazed areas on La Palma (Canary Islands). En Schnyder, H., Isselstein, J., Taube, F., Auerswald, K., Schellberg, J., Wachendorf, M., Herrmann, A., Gierus, M., Wrage, N. y Hopkins A. (eds.) *Grassland in a changing world. Vol 15: Grassland science in Europe*, pp. 925-927. European Grassland Federation, Kiel, Alemania.
- De Nascimento, L., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C. y Whittaker, R.J. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography* 36: 499-514.
- Del Arco, M., González-González, R., Garzón-Machado, V. y Pizarro-Hernández, B. 2010. Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation* 19: 3089-3140.

- Demment, M.W. y Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *American Naturalist* 125: 641-672.
- Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P. y Augustine, D.J. 2009. Livestock as ecosystems engineers in semiarid rangelands: Addressing grasslands birds habitat in the Western Great Plains of North America. *Rangeland Ecology and Management* 62: 111-118.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. y Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing: a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. y Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Donlan, C.J., Tershy, B.R. y Croll, D.A. 2002. Islands and introduced herbivores: conservation action as ecosystem experimentation. *Journal of Applied Ecology* 39: 235-246.
- Duncan, P., Danell, K., Bergström, R. y Pastor, J. 2006. Introduction. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 1-18. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Dupré, C. y Diekmann, M. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grassland in southern of Sweden. *Ecography* 24: 275-286.
- Durant, D., Tichit, M., Kernéis, E. y Fritz, H. 2008. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives: a review. *Biodiversity and Conservation* 17: 2275-2295.
- Dyksterhuis, E.J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *Journal of Range Management* 41: 450-459.
- Eken, G., Bennun, L., Brooks, T.M., Darwall, W., Fishpool, L.D.C., Foster, M., Knox, D., Langhammer, P., Matiku, P., Radford, E., Salaman, P., Sechrest, W., Smith, M.L., Spector, S. y Tordoff, A. 2004. Key biodiversity areas as site conservation targets. *Bioscience* 54: 1110-1118.
- Fanselow, N., Schönbach, P., Gong, X.Y., Lin, S., Taube, F., Loges, R., Pan, Q. y Dittert, K. 2011. Short-term regrowth responses of four steppe grassland species to grazing intensity, water and nitrogen in Inner Mongolia. *Plant and Soil* 340: 279-289.
- Firmat, C., Rodrigues, H.G., Hutterer, R., Rando, J.C., Alcover, J.A. y Michaux, J. 2011. Diet of the extinct Lava mouse *Malpaisomys insularis* from the Canary Islands: insights from dental microwear. *Die Naturwissenschaften* 98: 33-7.

- Firmat, C., Rodrigues, H.G., Renaud, S., Claude, J., Hutterer, R., Garcia-Talavera, F. y Michaux, J. 2010. Mandible morphology, dental microwear, and diet of the extinct giant rats *Canariomys* (Rodentia: Murinae) of the Canary Islands (Spain). *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 28-40.
- Forman, R.T.T. y Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- Fraser, I. y Chisholm, T. 2000. Conservation or cultural heritage? Cattle grazing in the Victoria Alpine National Park. *Ecological Economics* 33: 63-75.
- Fritz, H. y Loison, A. 2006. Large herbivores across biomes. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 19-49. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Fuhlendorf, S.D. y Engle, D.M. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *Bioscience* 51: 625-632.
- Fuhlendorf, S.D., Briske, D.D. y Smeins, F.E. 2001. Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: the relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science* 4: 177-188.
- Fuhlendorf, S.D., Harrell, W.C., Engle, D.M., Hamilton, R.G., Davis, C.A. y Leslie, D.M. 2006. Should heterogeneity be the basis for conservation? Grassland bird response to fire and grazing. *Ecological Applications* 16: 1706-1716.
- Galván, B., Hernández, C.M., Alberto, V., Barro, A., Eugenio, C.M., Matos, L., Machado, C., Rodríguez, A., Febles, J.V. y Rivero, D. 1999. Poblamiento prehistórico en la costa de Buena Vista del Norte (Tenerife). El conjunto arqueológico Fuente-Arena. *Investigaciones Arqueológicas en Canarias* 6: 9-257.
- Gangoso, L., Donázar, J., Scholz, S., Palacios, C.J. y Hiraldo, F. 2006. Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation* 15: 2231-2248.
- García, J., Rodríguez-Luengo, J.L. y Rodríguez-Piñero, C. 2001. Especies amenazadas. En: Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquível, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 167-172. Editorial Turquesa, S/C de Tenerife, España.
- García, R.R., Celaya, R., García, U. y Osoro, K. 2012. Goat grazing, its interactions with other herbivores and biodiversity conservation issues. *Small Ruminant Research* 107: 49-64.
- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., del-Arco-Aguilar, M. y Pérez de Paz, P.L. 2010. Strong negative effect of

- alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation* 143: 2685-2694.
- Gill, R. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 170-202. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gillen, R.L. y Sims, P.L. 2004. Stocking rate, precipitation and herbage production on sand sagebrush-grassland. *Journal of Range Management* 55: 148-152.
- Glenn, S.M. y Collins, S.L. 1992. Effects of scale and disturbance on rates of immigration and extinction of species in prairies. *Oikos* 63: 273-280.
- Gobierno de Canarias, 1994. Ley 12/1994, de 19 de diciembre, de Espacios Naturales de Canarias. Boletín Oficial de Canarias, 24 de Diciembre de 1994, Nº157.
- Gómez, C. (coord.) 1996. *Libro Rojo de Especies Amenazadas de las Islas Canarias*. Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife, España.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 104-145.
- Hall, S.J.G. y Ruane, J. 1993. Livestock breeds and their conservation: a global overview. *Conservation Biology* 7: 815-825.
- Hamilton, R.G. 2007. Restoring heterogeneity on the Tallgrass Prairie Preserve: applying the fire–grazing interaction model. En: Masters, R.E. y Galley, K.E.M. (eds.) *Proceedings of the 23 rd Tall Timbers Fire Ecology Conference: Fire in Grassland and Shrubland Ecosystems*, pp. 163-169. Tall Timbers Research Station, Tallahassee (Florida), Estados Unidos.
- Hansen, D.M., Donlan, C.J., Griffiths, C.J. y Campbell, K.J. 2010. Ecological history and latent conservation potential: large and giant tortoises as a model for taxon substitutions. *Ecography* 33: 272-284.
- Harrison, K.A. y Bardgett, R.D. 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soils and soil biological properties. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (eds.) *The ecology of browsing and grazing*, pp. 201-216. Springer, Berlín, Alemania.
- Henkin, Z., Ungar, E.D., Dvash, L., Perevolotsky, A., Yehuda, Y., Sternberg, M., Voet, H. y Landau, S.Y. 2011. Effects of cattle grazing on herbage quality in a herbaceous Mediterranean rangeland. *Grass and Forage Science* 66: 516-525.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G.R. y Moen, D.J. 2006 Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large*

- herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 97-141. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Hill, J., Hostert, P., Tsiourlis, G., Kasapidis, P. y Udelhoven, Th. 1998. Monitoring 20 years of intense grazing impact on the Greek island of Crete with earth observation satellites. *Journal of Arid Environments* 39: 165-178.
- Hobbs, N.T. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 261-288. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora R. y Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- Hunter, M.D. 1992. Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. En: Hunter, M.D., Ohgushi, T. y Price, P.W. (eds.) *Effect of resource distribution on plant-animal interactions*, pp. 287-325. Academic Press, San Diego (California), Estados Unidos.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Husheer, S.W., Coomes, D.A. y Robertson, A.W. 2003. Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests. *Forest Ecology and Management* 181: 99-117.
- Huston, J.E. y Pinchack, W.E. 1991. Range animal nutrition. En: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.) *Grazing management. An ecological perspective*, pp. 27-63. Timber Press, Portland (Oregon), Estados Unidos.
- Instituto Canario de Estadística 2012. Censos ganaderos y producción ganadera. Disponible en: <http://www.gobiernodecanarias.org/istac/> Último acceso: julio, 2012.
- Jauffret, S. y Lavorel, S. 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14: 399-408.
- Jeltsch, F., Milton, S.J., Dean, W.R.J. y van Rooyen, N. 1997. Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34: 1497-1509.
- Jongman, R.H.G. 2002. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and Urban Planning* 58: 211-221.

- Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Hölzel, N., Blüthgen, N., Boch, S., Müller, J., Socher, S.A., Prati, D. y Fischer, M. 2011. Nutrient concentrations and fibre contents of plant community biomass reflect species richness patterns along a broad range of land-use intensities among agricultural grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 287-295.
- Kleinebecker, T., Weber, H. y Hölzel, N. 2011. Effects of soil conditions, seasonality and grazing on aboveground biomass quality in calcareous grasslands. *Plant Ecology* 212: 1563-1576.
- Klimek, S., Richter, A., Hofmann, M. y Isselstein, J. 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation* 134: 559-570.
- Knapp, A.K., Blair, J.M., Briggs, J.M., Collins, S.L., Hartnett, D.C., Johnson, L.C. y Towne, E.G. 1999. The Keystone Role of Bison in North American Tallgrass Prairie. *Bioscience* 49: 39-50.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, New York, Estados Unidos.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. y Siriwardena, G.M. 1999. The second Silent Spring? *Nature* 400: 611-612.
- Landsberg, J., James, C., Maconochie, J., Nicholls, A., Stol, J. y Tynan, R. 2002. Scale-related effects of grazing on native plant communities in an arid rangeland region of South Australia. *Journal of Applied Ecology* 39: 427-444.
- Lanta, V., Doležal, J., Lantová, P., Kelísěk, J. y Mudrák, O. 2009. Effects of pasture management and fertilizer regimes on botanical changes in species-rich mountain calcareous grassland in Central Europe. *Grass and Forage Science* 64: 443-453.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lavorel, S. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lobo, M. 1998. Formas de poder y economía canaria entre los siglos XV-XVII. *Investigaciones históricas* 18: 13-27.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. y Wardle D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publication. Massachusetts, USA.
- Magurran, A.E. 2005. Biological diversity. *Current Biology* 15: 116-118.

- Malkinson, D., Wittenberg, L., Beerli, O. y Barzilai, R. 2011. Effects of repeated fires on the structure, composition, and dynamics of Mediterranean Maquis: short- and long-term perspectives. *Ecosystems* 14: 478-488.
- Malo, J.E. y Suárez, F. 1996. New insights into pasture diversity: the consequences of seed dispersal in herbivore dung. *Biodiversity Letters* 3: 54-57.
- Marrero, A. y Capote, J. 2001. La agricultura. En: Fernández-Palacios, J.M. y Martín, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 263-268. Publicaciones Turquesa, S/C de Tenerife, España.
- Martínez, A., Acosta, J., Vega-Pla, J.L. y Delgado, J.V. 2006. Analysis of the genetic structure of the Canary goat populations using microsatellites. *Livestock Science* 102: 100-140.
- Mata, J., Bermejo, L.A. y Camacho, A. 2001. *Uso ganadero del territorio en Canarias: Parque Rural de Anaga*. Mata, J., Bermejo, L. A. y Camacho (eds.), Santa Cruz de Tenerife, España.
- Mateo, J.A. 2009. Lagarto gigante de La Palma: *Gallotia auaritae*. En: Carrascal, L.M. y Salvador, A. (eds.) *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales*, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Matínez, J. 1981. Primeros datos sobre la población de lagarto negro *Gallotia simonyi simonyi* de la Isla del Hierro. *Amphibia-Reptilia* 2: 369-380.
- McIntosh, P.D., Allen, R.B. y Scott, N. 1997. Effects of exclosure management on biomass and soil nutrient pools in seasonally dry high country, New Zealand. *Journal of Environmental Management* 52: 169-186.
- McIntyre, S. y Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: Steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89: 209-226.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-36.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 53: 259-294.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. y McNaughton, M.M. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology* 79: 587-593.
- Méndez, C. 1992. Aproximación a la cabaña caprina canaria. *Mundo Ganadero* 7: 64-69.
- Metera, E., Sakowski, T., Sloniewski, K. y Romanowicz, B. 2010. Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland: a review. *Animal Science Papers and Reports* 28: 315-334.

- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington D.C., Estados Unidos.
- Milton, S.J., Dean, W.R.J., du Plessis, M.A. y Siegfried, W.R. 1994. A conceptual model of arid rangeland degradation. The escalating cost of declining productivity. *BioScience* 44: 70-76.
- Mitchell, F.J.G. y Kirby, K.J. 1990. The impact of large herbivores on the conservation of seminatural woods in the british uplands. *Forestry* 63: 333-353.
- Montalvo, J., Casado, M.A., Levassor, C. y Pineda, F.D. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of vegetation Science* 4: 213-222.
- Morales, J., Rodríguez, A., Alberto, V., Machado, C. y Criado, C. 2009. The impact of human activities on the natural environment of the Canary Islands (Spain) during the pre-Hispanic stage (3rd–2nd Century BC to 15th Century AD): an overview. *Environmental Archaeology* 14: 27-36.
- Myers N. y Cowling R.M. 1999. Mediterranean Basin. En: Mittermeier R.A., Meyers N., Gil P.R. y Mittermeier C.G. (eds) *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*, pp. 254–267. CEMEX, Mexico.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39-45.
- Navarro, J.F., Martín, E. y Rodríguez, A. 1990. La primera etapa del programa de excavaciones en La Cuevas de San Juan y su aportación a la diacronía de la prehistoria de La Palma. *Investigaciones Arqueológicas en Canarias* 2: 189-200.
- Nogales, M., Marrero, M. y Hernández, E.C. 1992. Efectos de las cabras cimarronas (*Capra hircus* L.) en la flora endémica de los pinares de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 20: 79-86.
- Norgaard, R. 1984 El potencial del desarrollo coevolucionario. *Land Economics* 60: 160-173.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. y Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Olf, H. y Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.

- Olofsson, J. 2006. Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. *Journal of Ecology* 94: 431-440.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. y Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-946.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. y Kigel, J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309.
- Otto, R., Krüsi, B., Delgado, J.D., Fernández-Palacios, J.M., Garcia-del-Rey, E. y Arévalo, J.R. 2010. Regeneration niche of the Canarian juniper: the role of adults, shrubs and environmental conditions. *Annals of Forest Science* 67: 709-718.
- Pastor, J., Cohen, Y. y Hobbs N.T. 2006. The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 289-325. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B.J., Parks, C.G., Rew, L.J. y Seipel, T. 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching high elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 479-486.
- Peco, B., de Pablos, I., Traba, J. y Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Peco, B., Sánchez, A.M. y Azcárate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 284-294.
- Pei, S., Fu, H. y Wan, C. 2008. Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124: 33-39.
- Peláez, P. 2002. *Caracterización de los quesos elaborados con leche de cabra en la isla de Tenerife. Influencia de los factores ambientales en el desarrollo de sus características organolépticas y físico-químicas*. Darías, J., Díaz, C. y Fresno, M.R. (dir.). Tesis doctoral, Universidad de La Laguna, San Cristobal de La Laguna, España
- Peña, A., Bermejo, L.A., Mata, J., de Nascimento, L. y Camacho, A. 2008. Efecto de la exclusión al pastoreo de pequeños rumiantes sobre la cobertura vegetal y sobre la diversidad vegetal en cuatro años de

- seguimiento en espacios naturales de canarias. En: Fernández, P., Gómez, A., Guerrero, J.E., Garrido, A., Calzado, C., García, A.M., Carbonero, M.D., Blázquez, A., Escuín, S. y Castillo, S. (eds.) *Pastos, clave en la gestión del territorio. Integrando disciplinas*, pp. 157-162. Consejería de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía, Andalucía, España.
- Perevolotsky, A. y Seligman, N.G. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48: 1007-1017.
- Pérez-Vidal, J. 1963 La ganadería Canaria: notas histórico-etnográficas. *Anuario de Estudios Atlánticos* 9: 237-286.
- Pimentel, D. 2002. *Biological Invasions: Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species*. CRC Press, Boca Raton, (Florida), Estados Unidos.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'neil, J.A.S., Onsi, D.E. y Corzilius, D.B. 1992. Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. *BioScience* 42: 354-362.
- Pinke, G., Karácsony, P., Czúcz, B., Botta-Dukát, Z. y Lengyel, A. 2012. The influence of environment, management and site context on species composition of summer arable weed vegetation in Hungary. *Applied Vegetation Science* 15: 136-144.
- Portugués, C. 2008. Visión general de la aplicación de la Política Agraria Común en Canarias. *Hacienda Canaria* 24: 7-22.
- Proulux, M. y Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystem. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Pucheta, E., Bonamici, I., Cabido, M. y Diaz, S. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29: 201-208.
- Rebollo, S. y Gómez-Sal, A. 2003. Aprovechamiento sostenible de los pastizales. *Ecosistemas* 3: 1-11.
- Ritchie, M.E., Tilman, D. y Knops, J.M.H. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79: 165-77.
- Rodríguez-Piñero, J.C. y Rodríguez-Luengo, J.L. 1993. The effect of herbivores on the endemic Canary flora. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 2: 265-271.
- Rosenthal J.P. y Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Rubio, P. 1991. Clasificación de las provincias españolas según su tendencia ganadera 1950-1988. *Geographicalia* 28: 193-212.
- Rueda, M. 2006. *Selección de hábitat por herbívoros de diferente tamaño y sus efectos sobre la vegetación: el papel del conejo europeo*

- (*Oryctolagus cuniculus*) en ecosistemas de dehesa. Rebollo, S. (dir.). Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá, Madrid, España.
- Sabaté, F. 2001. Seres humanos y ecosistemas: hacia una historia ecológica. En: Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp 247-254. Editorial Turquesa, S/C de Tenerife, España.
- Saïd, S. 2001. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). *Plant Ecology* 162: 67-76.
- Salvà-Catarineu, M. y Romo-Díez, A. 2008. Uso de TIG para la conservación del sabinar de *Juniperus turbinata* subsp. *canariensis* en la isla de El Hierro. En: Hernández, L. y Parreño J.M. (eds.) *Tecnologías de la Información Geográfica para el Desarrollo Territorial*, pp. 766-776. Servicio de Publicaciones y Difusión Científica de la ULPGC, Las Palmas de Gran Canaria, España.
- Santos, A. 2001. Flora vascular. En: Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 187-192. Publicaciones Turquesa, S/C de Tenerife, España.
- Segura, F. y Barrera, B. 2008. El nuevo “programa comunitario de apoyo a las producciones agrarias de canarias”. *Hacienda Canaria* 24: 111-127.
- Shipley, L.A. 1999. Grazers and browsers: how digestive morphology affects diet selection. En: Launchbaugh, K.L., Mosley, J.C. y Sanders, K.D. (eds.) *Grazing behavior of livestock and wildlife*, pp. 20-27. Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Station Bulletin 70, University of Idaho, Moscow (Idaho), Estados Unidos.
- Skarpe, C. y Hester, A. 2008. Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (eds.) *The ecology of browsing and grazing*, pp. 217-261. Springer, Berlín, Alemania.
- Steuter, A.A. y Hidinger, L. 1999. Comparative ecology of bison and cattle on mixed-grass prairie. *Great Plains Research* 9: 329-42.
- Sundseth, K. 2009. *Natura 2000 in the Macaronesian Region*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxemburgo. <http://ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/biogeos/Mediterranean.pdf>.
- Suominen, O. y Olofsson, J. 2000. Impacts of semidomesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. *Annales Zoologici Fennici* 37: 233-249.
- Teague, W.R., Dowhower, S.L., Baker, S.A., Haile, N., DeLaune, P.B. y Conover, D. M. 2011. Grazing management impacts on vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall grass prairie. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141: 310-322.

- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Todd, S.W. 2006. Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *Journal of Applied Ecology* 43: 293-304.
- Tzanopoulos, J., Mitchley, J. y Pantis, J.D. 2007. Vegetation dynamics in abandoned crop fields on a Mediterranean island: development of succession model and estimation of disturbance thresholds. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120: 370-376.
- Vallentine, J.F. 2001. *Grazing Management*. Academic Press, San Diego (California), Estados Unidos.
- Van de Koppel, J. y Rietkerk, M. 2000. Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems. *Oikos* 90: 253-260.
- Van der Graaf, A.J., Stahl, J. y Bakker, J.P. 2005. Compensatory growth of *Festuca rubra* after grazing: can migratory herbivores increase their own harvest during staging? *Functional Ecology* 19: 961-969.
- Van Wieren, S.E. y Bakker, J.P. 2008. The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (eds.) *The ecology of browsing and grazing*, pp. 263-292. Springer, Berlín, Alemania.
- Verdu, J.R., Crespo, M.B. y Galante, E. 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 9: 1707-1721.
- Walker, B., Kinzig, A. y Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I. y Ghani, A. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71: 587-614.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- Whittaker, R.J. y Fernández-Palacios, J.M. 2007. *Island Biogeography: ecology, evolution, and conservation, 2nd edition*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wilcove, D. 1993. Getting ahead of the extinction curve. *Ecological Applications* 3: 218-220.

- Wood, S., Sebastian, K. y Scherr, S.J. 2000. *Pilot analysis of global ecosystems: agroecosystems, a joint study by International Food Policy Research Institute and World Resources Institute*. International Food Policy Research Institute and World Resources Institute, Washington D.C., Estados Unidos.
- Zamora, R., Gómez, J.M. y Hódar, J.A. 2001. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y del nivel de organización. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (eds.) *Ecosistemas Mediterráneos: análisis funcional*, pp. 237-268. Colección Textos Universitarios nº 32, CSIC-AEET, Granada, España.
- Zechmeister, H.G., Schmitzberger, I., Steurer, B., Peterseil, J. y Wrбка, T. 2003. The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation* 114: 165-167.

RESUMEN GLOBAL



Resumen global

Objetivos

El objetivo general de esta tesis doctoral es determinar cuál es el efecto del abandono del pastoreo caprino extensivo en comunidades vegetales seminaturales sometidas tradicionalmente al mismo. Se estudia fundamentalmente la vegetación como componente estructural, esencial para la creación de nichos y mantenimiento de muchas de las funciones ecológicas del ecosistema. Debido a la importancia que tiene la conservación de la naturaleza y la protección de los valores paisajísticos y culturales en un territorio tan particular como Canarias, las formaciones vegetales seleccionadas para realizar este estudio están, en general, situadas dentro de la Red Canaria de Espacios Naturales Protegidos.

Se emplean dos enfoques metodológicos diferentes. Por un lado, se utilizan jaulas de exclusión del ganado, que permiten dirimir el efecto a corto plazo del abandono del pastoreo caprino en la comunidad vegetal. En este caso, el período máximo de exclusión del pastoreo es de cinco años. Por otro lado, se recurre a la comparación entre zonas tradicionalmente sometidas a pastoreo extensivo y zonas donde esta actividad ha sido abandonada hace más de 30 años. Esta segunda aproximación nos permitirá determinar cuál es el efecto a largo plazo del abandono del pastoreo tradicional. La importancia de distinguir entre los efectos a corto y a largo plazo, radica en que los primeros, en el caso de ecosistemas semiáridos, que se corresponden con la mayoría de los ecosistemas estudiados, están más limitados a cambios en la biomasa de las especies, mientras que los segundos suelen conllevar cambios importantes en la composición de especies de las comunidades vegetales. Además, los estudios incluidos en este trabajo presentan un mínimo de tres años de seguimiento de las comunidades vegetales, de manera que nos permiten determinar si la

dinámica temporal (efecto de la variabilidad climática) condiciona los efectos del abandono del pastoreo en los ecosistemas estudiados.

Esta tesis se presenta en la modalidad de compendio de publicaciones, por lo cual se estructura en base a cuatro artículos científicos y un quinto manuscrito, cuyos objetivos específicos se desglosan a continuación, indicando entre paréntesis el/los artículo/s donde se aborda cada objetivo:

- Dirimir cuáles serán los efectos del abandono del pastoreo en la composición de especies (I, III, IV,V)
- Determinar cuáles serán los efectos del abandono del pastoreo en la estructura de la vegetación, analizada en términos de abundancia de grupos funcionales (IV,V)
- Estudiar los efectos del abandono del pastoreo en la diversidad y riqueza de especies (I, II, III, IV)
- Analizar los efectos del abandono del pastoreo en la composición química del suelo (I, III, V), la productividad primaria (III, V), su calidad nutritiva (V) y el porcentaje de suelo desnudo (IV, V)
- Determinar si el efecto de la exclusión del pastoreo en la riqueza de especies es dependiente o no de la escala de estudio (I, II)
- Determinar si los efectos del abandono a largo plazo del pastoreo en la composición y riqueza de especies dependen de la comunidad vegetal estudiada (III) y si estos efectos son más o menos importantes que los ejercidos por otras variables (año de estudio, altitud, distancia a núcleos urbanos y distancia a granjas) (III)
- Determinar si los efectos del pastoreo sobre la composición funcional y de especies, la diversidad, la frecuencia de suelo desnudo y de las especies nativas, endémicas e introducidas dependen de la carga ganadera (IV)

- Determinar si el efecto de la exclusión del pastoreo sobre la composición funcional y de especies, fertilidad del suelo y el valor nutritivo de la biomasa depende de la productividad de la zona de estudio, viéndose esta última como una expresión del clima y de la fertilidad del suelo (V)

Material y Métodos

Área de estudio

Los estudios incluidos en esta tesis doctoral se han llevado a cabo en las Islas Canarias (27-29° N, 13-18° O). La mayoría de las zonas de estudio están localizadas dentro de la Red Canaria de Espacios Naturales Protegidos, haciendo especial hincapié en los parques rurales (fig. 1), por ser figuras de protección que fomentan la coexistencia de las actividades agrícolas y ganaderas con la conservación de zonas de interés natural y ecológico (Gobierno de Canarias, 1994).

De forma más específica las áreas de estudio incluidas en esta tesis doctoral son las siguientes:

Parque Rural de Teno: los trabajos I y II se llevaron a cabo en la meseta de Teno, un área de cinco kilómetros cuadrados, de altitud comprendida entre 500-900 m s.n.m., que situada en el extremo noroccidental de la isla de Tenerife cuenta con una antigüedad de 5-7 millones de años. Esta zona presenta un clima mediterráneo, con una precipitación anual de aproximadamente 400 mm, concentrada principalmente en los meses de invierno, y una temperatura media anual de aproximadamente 14 °C. La productividad de los pastizales del parque oscila entre 154 g m⁻² y 627 g m⁻² con una media de 359 g m⁻² (Chinaea *et al.*, 2003). Los suelos de la zona de estudio pertenecen principalmente al orden de los vertisoles y cambisoles (Rodríguez y Mora, 2000).

Más concretamente, los estudios mencionados se llevaron a cabo en pastizales antrópicos, pastoreados desde inicios del siglo XVI (Lorenzo, 1987) y utilizados en la actualidad por los ganaderos locales, principalmente para la producción caprina extensiva. En estos pastizales existen en torno a 1000 cabezas de ganado, el pastoreo es irregular y solo 50-100 cabras pastan, 1-2 días por semana, en las zonas de estudio. La carga ganadera media anual es de 0,21 ± 0,18 UA ha⁻¹. La vegetación madura natural de la

zona de estudio se corresponde con el bosque termófilo y el monteverde seco (del Arco *et al.*, 2003).

La Palma: el trabajo III se llevó a cabo en la mitad sur de la isla, donde las zonas de pastoreo ocupan 6300 hectáreas, con una carga animal promedio de 0,12 UA ha⁻¹. Se estudiaron las principales comunidades vegetales donde el pastoreo extensivo se lleva a cabo. El pinar canario, con una distribución altitudinal de 1500-2000 m s.n.m. a barlovento y de 800-2000 m s.n.m. en sotavento, matorrales de sustitución localizados entre 0-800 m s.n.m. y pastizales localizados principalmente en altitudes comprendidas entre los 600-800 m s.n.m.

El clima es mediterráneo, con condiciones climáticas que varían entre las comunidades vegetales. El clima es seco y cálido en los matorrales costeros, con una precipitación anual de 50 a 300 mm y una temperatura media anual de 19 °C. En los matorrales y pastizales de altitudes medias, el clima es más húmedo y suave con una precipitación anual de 250-1000 mm y una temperatura media anual de entre 15-19 °C. En el pinar, el clima es más seco y frío, con precipitaciones anuales de 450-500 mm, y temperaturas medias anuales de 11-15 °C. Los suelos en las zona de estudio han sido clasificados principalmente como leptosoles, andosoles y regosoles (Rodríguez y Mora, 2000).

Parque Rural de Anaga: los trabajos IV y V se llevaron a cabo en este espacio protegido situado en el sector nororiental de la isla de Tenerife. El parque abarca un macizo basáltico de 7-8 millones de años de antigüedad y de topografía compleja, engloba un total de 14.224 hectáreas y tiene un rango altitudinal que varía desde el nivel del mar hasta los 1024 m s.n.m. El clima es mediterráneo, con una temperatura media anual de aproximadamente 15 °C y una precipitación anual de 425 mm. Las precipitaciones son muy irregulares y varían desde menos de 300 mm en la parte inferior del gradiente altitudinal a 900 mm en la parte superior. El clima está influenciado por los vientos alisios, que generan el "mar de

nubes" en las laderas de barlovento y, en consecuencia, condiciones más húmedas en la vertiente norte. Los principales tipos de suelos son leptosoles y cambisoles (Rodríguez y Mora 2000).

La vegetación madura natural incluye tabaibal-cardonal, bosques termófilos, monteverde seco y monteverde húmedo (del Arco *et al.*, 2006). Sin embargo, estos tipos de vegetación han sido degradados, en mayor o menor medida, a raíz de la llegada de los humanos en las islas y actualmente una importante proporción del parque está ocupada por matorrales de sustitución, pastizales perennes o comunidades herbáceas (del Arco *et al.*, 2003), ecosistemas seminaturales en los que se localizan las zonas de estudio.

El 22% de la superficie total del parque se encuentra actualmente bajo pastoreo, con una carga ganadera promedio de 0,14 UA ha⁻¹ y un 98% de ganado caprino (Bermejo, 2003).

Parque Rural de Valle Gran Rey: una de las zonas de estudio del artículo V se encuentra en este parque rural, que localizado en la parte sur-occidental de la isla de La Gomera, abarca 1992 hectáreas distribuidas desde el nivel del mar hasta los 1020 m s.n.m. El clima es mediterráneo con una precipitación anual de 312 mm y una temperatura media anual para el período de estudio de 15,54 °C. En concreto, la zona de estudio se encuentra en el Lomo de La Mérica, un relieve residual de interfluvio situado a 730 m s.n.m., donde la vegetación dominante son pastizales antrópicos. Esta zona está sometida a pastoreo caprino extensivo, experimentando una carga ganadera promedio de 0,31 UA ha⁻¹. El tipo de suelo de la zona de estudio son vertisoles.

Resumen global

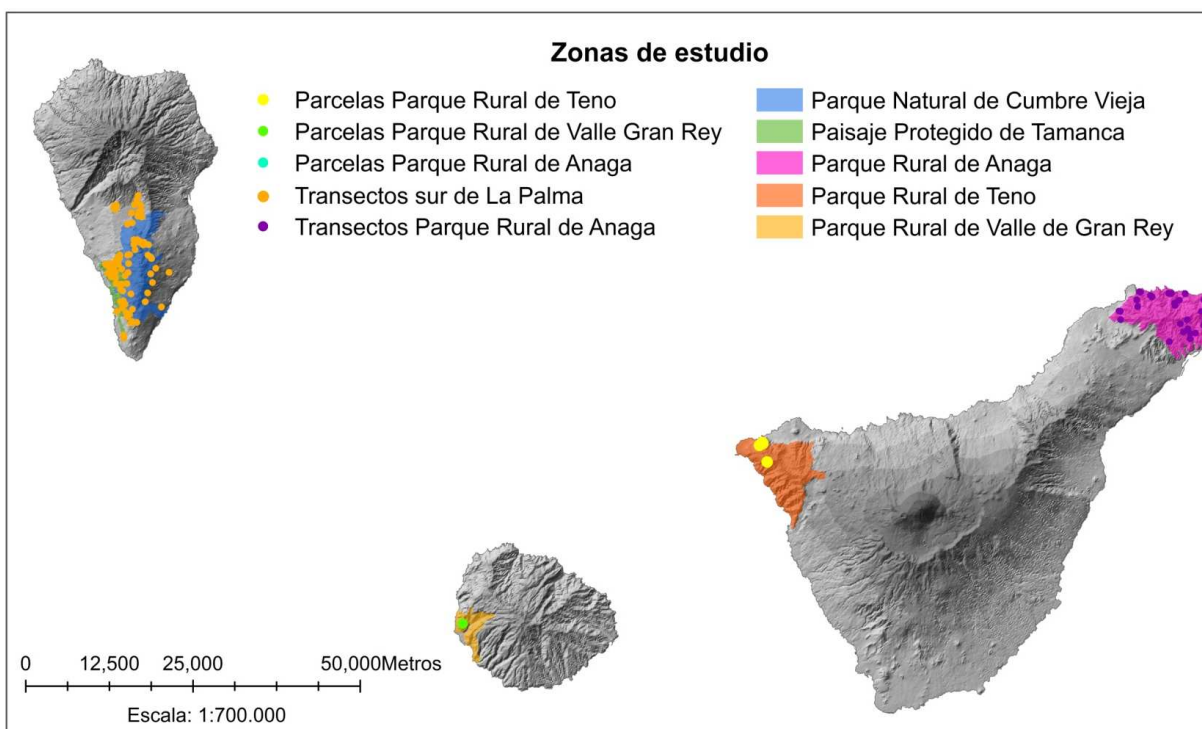


Figura 1: Mapa de las localizaciones de estudio, incluyendo los espacios naturales protegidos a los que pertenecen.

Metodología

El estudio de la composición funcional y de especies, se llevó a cabo mediante parcelas y transectos permanentes, todos ellos marcados con estacas de hierro corrugado para su correcta localización año tras año y georeferenciados mediante coordenadas UTM.

Parcelas: el estudio de la vegetación en los artículos I, II, y V, se llevó a cabo mediante parcelas permanentes de 100 m² localizadas de forma dirigida en los pastizales de estudio. La mitad de las parcelas fueron excluidas al pastoreo mediante una valla metálica de 1,5 m de altura. Las parcelas se situaron a un metro de la valla para evitar el efecto borde. Las parcelas control (pastoreadas) se situaron adyacentes a las parcelas de exclusión. La ventaja de este diseño pareado es que minimiza el posible efecto que la heterogeneidad ambiental pudiera tener sobre los efectos de la exclusión del pastoreo (Noy-Meir *et al.*, 1989). El método de muestreo fue el propuesto por Peet *et al.* (1998), según el cual se delimita la parcela en cada una de sus esquinas en cuatro sub-parcelas de 0,01 m², 0,1 m², 1 m² y 10 m². La composición de especies se estudió en cada una de las subparcelas, así como en el espacio restante, para completar el estudio de la parcela de 100 m². Finalmente, se estimó la cobertura visual de cada una de las especies identificadas en el conjunto de la parcela de 100 m², siguiendo la siguiente escala: 1 para trazas, 2 para una presencia inferior al 1 % de cobertura, 3 para porcentajes de coberturas que se encuentren entre 1-2 %, 4 para 2-5 %, 5 para 5-10 %, 6 para 10-25 %, 7 para 25-50 %, 8 para 50-75 % y 9 para porcentajes superiores a un 75 %.

Transectos: el estudio de la vegetación en los artículos III y IV se llevó a cabo mediante el método del *point-quadrat* (Daget y Poissonet, 1971), en transectos permanentes de 30 m de longitud, situados, aleatoriamente, en áreas pastoreadas y abandonadas. En cada transecto se tomaron muestras cada 0,30 m para obtener 100 puntos de muestreo por transecto. A partir de estos datos se calculó la frecuencia de cada

especie/grupo funcional (nº de puntos en los que aparece una especie o grupo funcional/nº total de puntos). La misma metodología, pero utilizando dos transectos diagonales de 15 m de longitud, se empleó en las parcelas del artículo V para determinar la frecuencia de suelo desnudo.

A partir de los datos de vegetación obtenidos por ambos métodos se calculó la riqueza de especies (artículos I, II, III y IV), el índice de diversidad de Brillouin (artículo I) y el índice de equitatividad de Smith y Wilson (artículo IV). Adicionalmente, en base a la bibliografía (Lems, 1960; Valdés *et al.*, 1987; Castroviejo, 1986-2012), las especies se clasificaron en diversos grupos funcionales (artículos III y IV), atendiendo fundamentalmente a características relacionadas con el ciclo de vida y la forma de crecimiento, que han demostrado su utilidad a la hora de determinar los efectos del pastoreo sobre la vegetación (Lavorel *et al.*, 1997; McIntyre y Lavorel, 2001; Pueyo *et al.*, 2006). También incluimos el origen endémico (Canarias y región macaronésica) de las especies arbustivas (artículo V), porque es una característica importante en los agroecosistemas de Canarias (Garzón-Machado *et al.*, 2010; Fernández-Lugo *et al.*, 2012).

La nomenclatura seguida en el presente trabajo se basa en la Lista de Especies Silvestres de Canarias (Acebes *et al.*, 2004, 2010). En la tabla 1 se pueden encontrar las especies que a lo largo del texto aparecen con diferente nomenclatura.

Tabla 1: Lista de especies que se pueden encontrar a lo largo del texto bajo diferentes nomenclaturas.

Acebes <i>et al.</i>, 2004	Acebes <i>et al.</i>, 2010
<i>Brachypodium distachyon</i>	<i>Trachynia distachya</i>
<i>Bromus rigidus</i>	<i>Anisantha rigida</i>
<i>Bromus rubens</i>	<i>Anisantha rubens</i>
<i>Bromus madritensis</i>	<i>Anisantha madritensis</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Anisantha tectorum</i>
<i>Galactites tomentosa</i>	<i>Galactites tomentosus</i>
<i>Myrica faya</i>	<i>Morella faya</i>
<i>Trisetum paniceum</i>	<i>Trisetaria panicea</i>
<i>Lotus hillebrandii</i>	<i>Lotus campylocladus</i> ssp. <i>hillebrandii</i>

Puesto que las propiedades del suelo son importantes en el mantenimiento de la productividad de un sistema (Milchunas y Lauenroth, 1993) y pueden verse afectadas por la exclusión del pastoreo, en los artículos I, III y V se han analizado diversos parámetros de la composición química del suelo: pH, fósforo Olsen (mg kg^{-1}), porcentaje de materia orgánica (% MO) y cationes de intercambio (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} en cmol kg^{-1}). En las parcelas, las muestras de suelo se recogieron a una profundidad de 0-10 cm y a 30 cm de cada una de las esquinas de las parcelas (para evitar su perturbación), obteniéndose una muestra compuesta por parcela. En los transectos, las muestras de suelo se recogieron a una profundidad de 0-5 cm y a 20 cm del punto de inicio del transecto. Los análisis se realizaron en el Laboratorio Juan José Bravo en la isla de La Palma utilizando métodos estándar (Porta *et al.*, 1986; AOAC, 1990).

En los artículos III y V, se analizó la productividad primaria neta de las especies herbáceas en el pico de máxima biomasa (Scurlock *et al.*, 2002). Para ello, se realizaron dos cortes aleatorios (por parcela y por transecto) de 1 m^2 . El material vegetal fue clasificado en los grupos agronómicos gramíneas, leguminosas y otras familias, y secado al horno a $60 \text{ }^\circ\text{C}$, hasta alcanzar un peso seco constante. Adicionalmente, en el artículo V se analizó el valor energético (kcal g^{-1}) y los taninos condensados (porcentaje en peso seco) de las muestras vegetales en el Laboratorio de Análisis Químicos y Bacteriológicos de Madrid, utilizando métodos estándar (AOAC, 1990).

Se emplearon herramientas SIG, mediante el software ArcGIS (versión 9.3, ESRI) para calcular diversas variables abióticas como la distancia a centros urbanos, a cauces, a carreteras y a granjas, para determinar la vegetación actual y potencial y para realizar los mapas de las zonas de estudio.

Análisis de datos

Para poder responder a las cuestiones planteadas en los artículos presentados en esta tesis doctoral, se han empleado diferentes técnicas estadísticas, las cuales se resumen a continuación.

En los artículos I, III y IV, hemos empleado técnicas multivariantes de ordenación debido a su utilidad para explicar de forma gráfica y sencilla la variación en la composición de especies de las comunidades vegetales (Gauch, 1982; Ter Braak y Šmilauer, 1998). De forma específica, se empleó el Análisis de Correspondencia Canónica parcial (pCCA por sus siglas en inglés) para examinar si la composición de especies de los pastizales varía en función de la composición química del suelo y en tal caso, determinar la relación que existe entre esta variación y la exclusión del pastoreo (artículo I). El mismo análisis fue empleado en el artículo IV, para determinar si la composición de especies de los ecosistemas seminaturales varía en función del régimen de pastoreo (abandono, pastoreo intenso y pastoreo moderado) y si es así, qué especies son las responsables de dicho cambio. En ambos artículos se empleó la prueba de permutación de Monte Carlo para determinar si la ordenación era o no significativa. Por otro lado, el Análisis de Correspondencia Corregido (DCA por sus siglas en inglés) se utilizó en el artículo III, para determinar si la composición de especies de diferentes comunidades vegetales (pastizales, matorrales de sustitución y pinar canario) difiere entre sí en función de que estas estén pastoreadas o abandonadas y en función del año de estudio. Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico CANOCO (versión 4.5, Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA).

En el artículo III, se emplearon además, la regresión logística y el coeficiente de correlación de Pearson para comprobar si el DCA realiza una discriminación significativa en función del pastoreo, el porcentaje de materia orgánica, la productividad, la altitud, la distancia a las explotaciones y la distancia a los asentamientos urbanos. Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS (versión 15.0, SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA).

En el artículo II, se estudió la relación especies-área aplicando la ecuación de Arrhenius, $S = cA^z$ (Arrhenius, 1921), donde S es el número de especies, A el área, y las constantes z y c indican la tasa de incremento de la riqueza con el área (expresada en m^2) y el número de especies en una parcela de un tamaño determinado, respectivamente. Además se emplearon curvas de rarefacción para estudiar si la acumulación de especies en cada una de las escalas de estudio ($0,01 m^2$ - $100 m^2$) difiere entre las parcelas pastoreadas y las excluidas al ganado.

A lo largo del texto también se han empleado, diferentes métodos de contraste de hipótesis, tanto paramétricos como no paramétricos en función del diseño experimental y de las características de los datos. De este modo podemos destacar el test de Wilcoxon (artículos I y II), el Análisis de la Varianza (ANOVA, artículo II) y la prueba de la U de Mann-Whitney (artículo III), todos ellos implementados en el SPSS, y el Análisis de la Varianza por permutaciones (artículos IV y V) realizado mediante el software Primer 6 y Permanova + (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK).

En aquellos casos en los que se consideró necesario, debido al elevado número de contrastes de hipótesis, se empleó la corrección a posteriori de Bonferroni o de Holm, para disminuir la probabilidad de cometer un error de tipo I.

Resultados

Composición de especies

El abandono del pastoreo afectó a la composición de especies de los ecosistemas estudiados tanto a corto (artículos I y V), como a largo plazo (artículos III y IV), aunque en general los cambios son moderados. Estos efectos varían en función de la comunidad vegetal estudiada (artículo III), la intensidad de pastoreo (artículo IV) y la productividad primaria (artículo V). Otros factores como el año de estudio (artículos I y V), la altitud (artículos I y III), la distancia a los núcleos urbanos y la distancia a granjas (artículo III) afectaron en mayor medida, a la composición de especies, que el propio pastoreo.

En el artículo I, donde se estudio el **efecto del pastoreo a corto plazo**, se revela que cuatro años de exclusión del pastoreo solo han producido pequeños cambios en la composición de especies de los pastizales del Parque Rural de Teno. Los cambios observados están relacionados con la composición química del suelo, concretamente con el aumento del Mg^{2+} en las parcelas excluidas al pastoreo. Especies como *Anisantha rubens*, *Cichorium endivia*, *Drusa glandulosa*, *Emex spinosa*, *Erodium brachycarpum*, *Erodium malacoides*, *Fumaria parviflora*, *Lactuca serriola*, *Sonchus acaulis*, *Sonchus radicans*, *Trifolium tomentosum* y *Oxalis pes-caprae* fueron más comunes en las parcelas excluidas al ganado, mientras que las especies *Aeonium urbicum*, *Briza minor*, *Ceropegia fusca*, *Cistus monspeliensis*, *Cuscuta planiflora*, *Erodium chium*, *Hyparrhenia hirta*, *Medicago italica*, *Stachys ocymastrum*, *Trifolium glomeratum*, *Tuberaria guttata* y *Vicia sativa* fueron más comunes en las parcelas pastoreadas. En este trabajo, la variabilidad en el porcentaje de materia orgánica y el contenido en Na^+ del suelo entre los grupos de parcelas, fue más importante que la exclusión del pastoreo a la hora de explicar la composición de especies de los pastizales estudiados.

La altitud y el año de estudio, reflejo de la variabilidad climática interanual, fueron las principales causas de variación de la composición de especies, por lo que tuvieron que ser utilizadas como covariables en el análisis de ordenación.

En otro estudio a corto plazo (artículo V), la composición de especies resultó afectada por los cuatro años de exclusión del pastoreo, únicamente en el sitio más productivo (Parque Rural de Anaga). Las especies más importantes a la hora de explicar las diferencias entre las parcelas pastoreadas y las parcelas excluidas fueron: las gramíneas *Phalaris coerulescens* y *Avena sterilis*, la herbácea *Sanguisorba megacarpa* y la arbustiva *Euphorbia lamarckii*, que fueron más abundantes en las parcelas pastoreadas, mientras que las arbustivas *Periploca laevigata* y *Phagnalon saxatile*, y las herbáceas *O. pes-caprae*, *Arisarum simorrhinum*, *Tolpis barbata* y *Sedum rubens*, fueron más abundantes en las parcelas excluidas.

Los **efectos del abandono a largo plazo** del pastoreo en la composición de especies, estudiados en el sur de La Palma (artículo III) presentaron diferente magnitud en función del ecosistema analizado (pastizales, matorrales de sustitución, pinar abierto y pinar denso). En el caso de los ecosistemas de pastizal, no se pudo discriminar claramente la composición de especies de las zonas pastoreadas de la composición de especies de las zonas abandonadas. En estos ecosistemas, no se detectó ningún efecto del año de estudio en la composición de especies. La altitud y la distancia a granjas fueron las variables que más influyeron a la hora de discriminar la composición de especies de los pastizales estudiados.

En las formaciones vegetales de matorral de sustitución, la discriminación de los transectos pastoreados y abandonados en base a la composición de especies fue más evidente. Especies como

Adenocarpus viscosus, *Vulpia myurus*, *Trisetaria panicea*, *Adenocarpus foliolosus* y *Anisantha rigida*, fueron comunes en los transectos localizados en zonas abandonadas, mientras que *Anisantha tectorum*, *Plantago lagopus*, *Asphodelus ramosus* y *E. lamarckii*, entre otras especies, fueron más comunes en las áreas pastoreadas. En este caso, tampoco se detectaron diferencias en la composición de especies entre los diferentes años de estudio. El pastoreo fue el principal factor relacionado con los cambios en la composición de especies, junto con la altitud y la distancia a granjas.

En las formaciones vegetales de pinar abierto, encontramos la discriminación más clara entre los transectos pastoreados y abandonados. *Cistus symphytifolius*, *Convolvulus althaeoides*, *Foeniculum vulgare*, *Chamaecytisus proliferus* y *T. guttata*, entre otras, fueron más comunes en las zonas pastoreadas, mientras que *Pinus canariensis*, *A. viscosus*, *Galium aparine*, *Lathyrus tingitanus* y *Bituminaria bituminosa*, fueron más frecuentes en las zonas abandonadas. Sin embargo, ni el pastoreo, ni el resto de variables estudiadas mostraron una relación significativa con el análisis de ordenación, hecho que puede estar relacionado con el bajo número de transectos localizados en esta formación vegetal.

Finalmente, en el caso del pinar denso, tampoco se pudo discriminar claramente la composición de especies de las zonas pastoreadas de la composición de especies de las zonas abandonadas. *Erica arborea*, *P. canariensis*, *Pteridium aquilinum*, *A. viscosus* y *G. parisiense*, entre otras especies, fueron más comunes en las zonas abandonadas, mientras que especies como *A. ramosus*, *Trachynia distachya*, *Vicia disperma*, *Lotus campylocladus* ssp. *hillebrandii* y *T. guttata*, lo fueron en las áreas pastoreadas. Las principales variables que explicaron los cambios en la composición de especies son la altitud, la productividad primaria, la distancia a núcleos urbanos y la

distancia a granjas. El pastoreo también contribuyó, en menor medida, a explicar los cambios detectados en la composición de especies.

En los estudios a largo plazo, también se analizó el efecto de la intensidad del pastoreo sobre la vegetación en el Parque Rural de Anaga (artículo IV), donde se observó que los efectos del pastoreo en la composición de especies varían en función de la carga ganadera. Aunque las diferencias detectadas por el análisis de ordenación fueron relativamente débiles (bajo porcentaje de la inercia explicado y bajos autovalores), se observó claramente cómo las especies arbustivas, p.ej., *Aeonium* spp., *C. monspeliensis*, *P. laevigata*, *S. acaulis* y *Teline canariensis* fueron más abundantes en las zonas abandonadas, mientras que las especies herbáceas típicas de ecosistemas de pastizal como *Avena* spp., *Briza* spp., *H. hirta*, *Medicago* spp., y *Trifolium* spp., fueron más comunes en las áreas pastoreadas. Sin embargo, otras especies arbustivas como *Carlina salicifolia*, *Dittrichia viscosa*, *Echium* spp., *Euphorbia balsamifera*, e *Hypericum* spp., también fueron comunes en las zonas pastoreadas. Las diferencias en la composición de especies entre zonas sometidas a distintas intensidades de pastoreo fueron aún menores y estuvieron determinadas por especies como *B. minor*, *C. salicifolia*, *Geranium robertianum*, *O. pes-caprae* y *Scabiosa atropurpurea*, que fueron más abundantes en las zonas de pastoreo intenso, y con especies de leguminosas anuales (*M. italica*, *Medicago littoralis* y *Trifolium striatum*), más abundantes en las zonas de pastoreo moderado.

Por tanto, hemos podido observar que los efectos del abandono del pastoreo en la composición de especies se hacen más evidentes a medida que pasa el tiempo. Estos efectos están de forma general relacionados con una mayor abundancia de especies arbustivas en ausencia de pastoreo. También hemos detectado que la

magnitud del efecto del pastoreo depende de la formación vegetal analizada, de la carga ganadera y de la productividad primaria. De este modo los efectos del abandono del pastoreo en la composición de especies son mayores a medida que aumenta la intensidad del pastoreo, en las comunidades vegetales dominadas por especies arbustivas y/o arbóreas y a medida que aumenta la productividad primaria.

Composición funcional

El abandono del pastoreo afecta a la estructura de los ecosistemas estudiados, entendida en términos de la frecuencia y riqueza de los grupos funcionales, tanto a corto (artículo V), como a largo plazo (artículo IV). Estos efectos dependen de la intensidad de pastoreo (artículo IV) y de la productividad primaria (artículo V) y parecen verse afectados por la orientación de la zona de estudio (artículo IV).

Observamos que, como ocurrió con la composición de especies, la composición funcional se ve afectada por la **exclusión a corto plazo del pastoreo** únicamente en el sitio más productivo (Parque Rural de Anaga) (artículo V), donde los grupos funcionales de especies herbáceas erectas, especies arbustivas (tanto endémicas de la región macaronésica como nativas), geófitos y gramíneas anuales resultan favorecidos por la eliminación del pastoreo, mientras que las leguminosas anuales y las especies herbáceas de hábito postrado o con roseta basal se ven favorecidas en presencia de pastoreo. Respecto al **análisis a largo plazo** (artículo IV), la carga ganadera determinó los efectos del pastoreo sobre los grupos funcionales. Las gramíneas anuales, las especies arbustivas y las arbustivas leguminosas fueron afectadas de forma consistente por el régimen de pastoreo. Las gramíneas anuales fueron más abundantes en las zonas sometidas a pastoreo intenso, mientras que las especies

arbustivas (no leguminosas) disminuyeron con la intensidad de pastoreo. Por otro lado, las especies arbustivas leguminosas parecen verse negativamente afectadas en condiciones de pastoreo moderado. En el caso de algunos grupos funcionales como las herbáceas perennes, las gramíneas perennes y las leguminosas anuales, se detectaron algunas interacciones complejas que sugieren que el efecto del régimen de pastoreo varía en función de la orientación de la zona de estudio. Solo se pudieron analizar los resultados para la vertiente norte, donde al menos dos regímenes de pastoreo, pastoreo moderado y abandono, estaban bien representados. En esta vertiente, las herbáceas perennes fueron más abundantes en las zonas abandonadas, mientras que las gramíneas perennes y las leguminosas anuales fueron más abundantes en las zonas de pastoreo moderado. El año de estudio también afectó de forma significativa a la estructura de la vegetación, pero no se encontró ninguna interacción entre el año y el régimen de pastoreo.

Riqueza y diversidad de especies

La riqueza y la diversidad de especies no siempre se vieron afectadas por el abandono del pastoreo. Inicialmente, en los pastizales de Teno no se detectó ningún efecto significativo de la exclusión a corto plazo del pastoreo en la riqueza o diversidad de especies (artículo I). Además, cuando en estos pastizales se estudió la relación especies-área (artículo II), aunque se detectó que dicha relación se ajustó de forma significativa a la ecuación de Arrhenius ($S = cA^z$), los parámetros c y z de la función no se vieron significativamente afectados por el tratamiento o por la interacción de este con el año, pero sí por el año de estudio. Sin embargo, cuando se analizaron las curvas de rarefacción (artículo II), estas reflejaron que el número acumulado de especies varía ligeramente entre las parcelas pastoreadas y las excluidas al ganado. Estas diferencias fueron

significativas para las escalas inferiores ($0,01 \text{ m}^2$ - 10 m^2) donde las parcelas pastoreadas presentaron una mayor riqueza acumulada de especies. En las parcelas de 100 m^2 no se detectaron diferencias significativas entre las parcelas excluidas y las parcelas pastoreadas. Este artículo demuestra cómo los efectos del pastoreo o de la exclusión del mismo pueden ser diferentes en función de la escala espacial a la que realizamos el estudio. En las distintas comunidades vegetales estudiadas en el sur de La Palma (artículo III), la riqueza de especies no se vio afectada por el abandono del pastoreo, pero se observó que las áreas abandonadas presentaron una mayor betadiversidad, en el caso de los pastizales y del pinar denso. Por otro lado, en el Parque Rural de Anaga, la diversidad de especies fue mayor en situaciones de pastoreo que en situaciones de abandono a largo plazo (artículo IV). Específicamente, la riqueza de especies fue mayor en las zonas sometidas a pastoreo intenso, mientras que el índice de equitatividad fue mayor en los transectos pastoreados, independientemente de la carga ganadera.

Composición química del suelo, productividad primaria y otras variables

La exclusión del pastoreo no siempre afectó de forma significativa a la composición química del suelo. En el sur de La Palma (artículo III) el abandono del pastoreo extensivo no afectó al porcentaje de materia orgánica del suelo. Sin embargo, en los pastizales del Parque Rural de Teno (artículo I) se detectó una tendencia al aumento del Mg^{2+} en las parcelas excluidas al pastoreo. Por otro lado, en el artículo V, la exclusión del pastoreo afectó a la fertilidad del suelo únicamente en el sitio menos productivo (Parque Rural de Valle Gran Rey), donde la materia orgánica (M.O.), el P y los cationes Na^+ y K^+ fueron las principales variables que explicaron las diferencias en composición química del suelo entre las parcelas

pastoreadas y las excluidas. El % M.O. y el P fueron más bajos en las parcelas excluidas al pastoreo. Sin embargo, el contenido de todos los cationes intercambiables fue mayor en las parcelas de exclusión del pastoreo.

El efecto del abandono del pastoreo sobre la productividad primaria de las especies herbáceas tampoco fue consistente en los diferentes estudios. En el sur de La Palma (artículo III) el abandono a largo plazo del pastoreo no afectó a la productividad primaria en ninguna de las formaciones vegetales estudiadas. Sin embargo, la productividad primaria aumentó tras la exclusión a corto plazo del pastoreo en el Parque Rural de Anaga y en el Parque Rural de Valle Gran Rey (artículo V), viéndose también afectada por el año de estudio.

Otras variables analizadas fueron la frecuencia de especies nativas, endémicas e introducidas, el porcentaje de suelo desnudo o la calidad nutritiva de la biomasa. Encontramos que el régimen de pastoreo no afectó de forma significativa a la frecuencia de especies endémicas o nativas de los ecosistemas estudiados (artículo IV). Aunque, en el caso de las especies introducidas en las Islas Canarias, se detectó una triple interacción pastoreo*orientación*año. No se detectó ningún efecto significativo de la exclusión del pastoreo (artículo V) o de las diferentes cargas ganaderas (artículo IV) sobre el porcentaje de suelo desnudo. La calidad de la biomasa, analizada en términos de valor nutritivo y contenido de taninos condensados, tampoco se vio afectada por la exclusión del pastoreo (artículo V). El año de estudio sí afectó a las variables mencionadas.

A continuación se presenta un resumen de los principales resultados obtenidos (fig. 2).

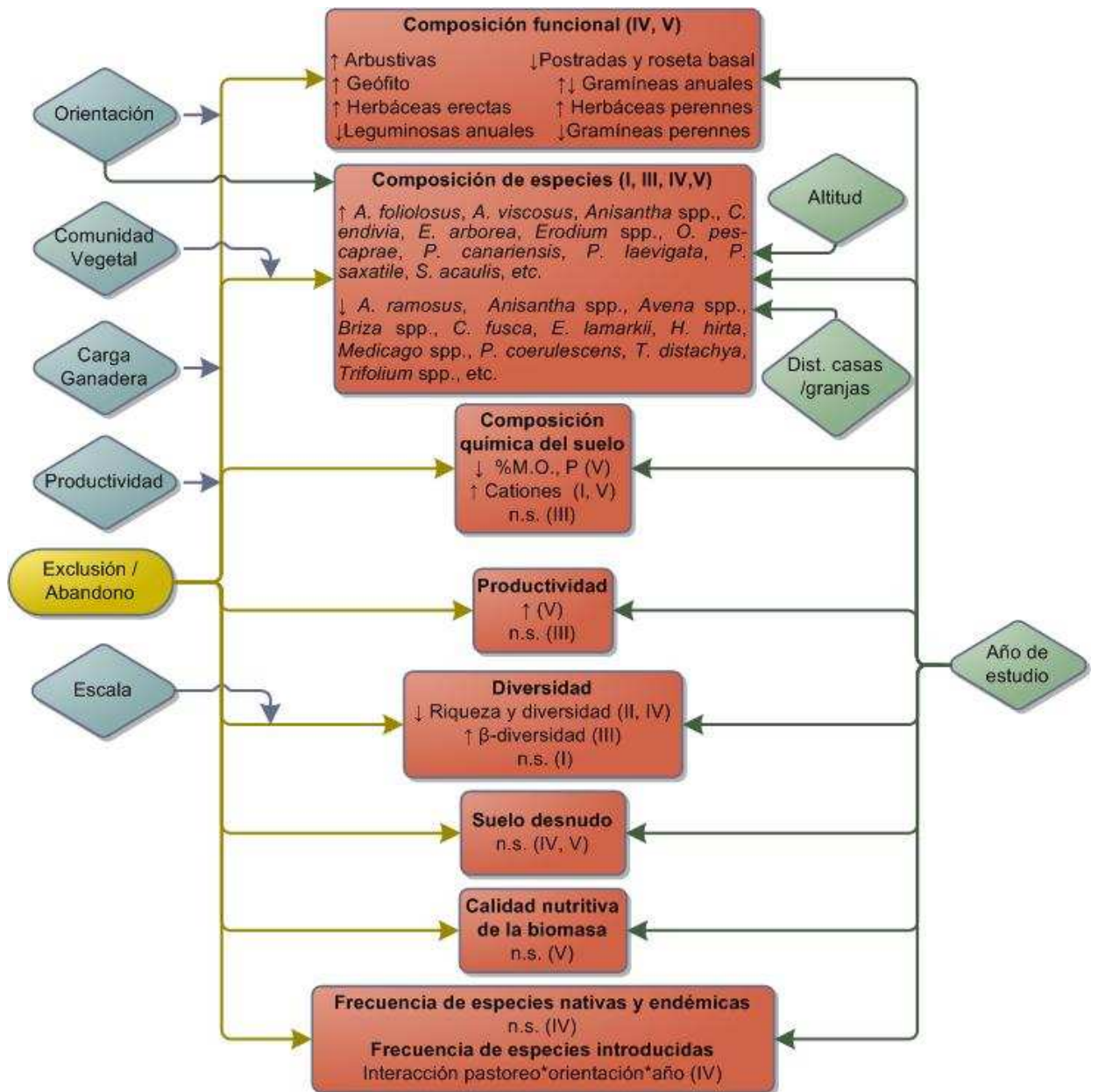


Figura 2: Esquema resumen de los principales resultados obtenidos. Principales variables afectadas por la exclusión del pastoreo (rojo). Principales factores que condicionan los efectos de la exclusión/abandono del pastoreo (azul). Resto de factores que afectan a las variables estudiadas (verde). Los números romanos indican los artículos en los que se pueden encontrar dichos resultados.

Discusión

Para cumplir con los objetivos y dar respuesta a las cuestiones planteadas en esta tesis doctoral la presente discusión se ha estructurado en diversos apartados que analizan los resultados obtenidos para las diferentes variables analizadas: composición funcional y de especies, riqueza y diversidad, composición química del suelo y productividad primaria neta.

Composición funcional

El efecto del abandono del pastoreo caprino en la composición funcional de los ecosistemas seminaturales fue abordado en los artículos IV y V. En ambos estudios, tras el abandono del pastoreo, tanto a corto (artículo IV) como a largo plazo (artículo V), las especies arbustivas aumentaron en abundancia. Este resultado coincide con otros estudios realizados en comunidades vegetales similares (Carmel y Kadmon, 1999; Saïd, 2001) y en otros ecosistemas seminaturales de las Islas Canarias (Bermejo *et al.*, 2012). En la región Mediterránea, las especies arbustivas y arbóreas son más sensibles a la defoliación y al pisoteo generado por el pastoreo que las especies herbáceas que dominan los ecosistemas de pastizal (Perevolotsky y Seligman, 1998; Zamora *et al.*, 2001; Tzanopoulos *et al.*, 2007). En estos ecosistemas las cabras actúan principalmente como ramoneadores (Bartolome *et al.*, 1998). En consecuencia, el pastoreo caprino ejerce una gran presión sobre este grupo funcional, provocando la reducción de la vegetación arbustiva y originando formaciones vegetales abiertas (Gabay *et al.*, 2011). En lo referente al efecto de la intensidad del pastoreo sobre este grupo funcional, estudiado en el artículo IV, es importante hacer hincapié en que, las diferencias en la abundancia de las especies arbustivas son muy pequeñas cuando se comparan las zonas abandonadas con las zonas sometidas a cargas ganaderas moderadas, lo que nos indicaría que una correcta gestión ganadera puede tener pocos efectos sobre este grupo funcional.

En el artículo IV, se detectó un efecto negativo del pastoreo a baja intensidad sobre las leguminosas arbustivas. Cargas ganaderas bajas pueden incitar a un pastoreo selectivo sobre los grupos de especies más palatables (Provenza *et al.*, 2003), lo cual podría explicar este resultado. Sin embargo, solo tres especies formaron parte de este grupo funcional y su análisis individual sugiere que cada una de ellas responde de manera diferente al pastoreo. El endemismo canario *C. proliferus* es probablemente una variedad cultivada, por lo que su abundancia en las áreas pastoreadas a mayor intensidad puede ser debida a su cultivo, ya que otros estudios indican un efecto negativo de los herbívoros sobre esta especie (Garzón-Machado *et al.*, 2010). El endemismo canario *T. canariensis*, como se pudo ver en el análisis de ordenación, resultó favorecido por el abandono de pastoreo. Finalmente la especie nativa *B. bituminosa*, es tolerante al pastoreo, lo que explica que vea aumentada su abundancia bajo regímenes de pastoreo más intensos (Gutman *et al.*, 2000). Las leguminosas arbustivas son un recurso forrajero importante en los agroecosistemas de Canarias (Guma *et al.*, 2011). Los efectos adversos de la herbivoría sobre algunas especies de arbustos leguminosos endémicos de las Islas Canarias (Garzón-Machado *et al.*, 2010), y el hecho de que otras especies endémicas como *A. viscosus* y *A. foliolosus* también resulten, en general, favorecidas por el abandono del pastoreo (artículo III) indica que debe prestarse especial atención a las especies endémicas de este grupo funcional para ayudar a mantener este importante recurso forrajero.

En las regiones de clima mediterráneo, es común encontrar una relación positiva entre la abundancia de las especies anuales y la carga ganadera (Noy-Meir *et al.*, 1989; Saïd, 2001). En el caso de las gramíneas anuales, este patrón puede verse enfatizado debido al hecho de que las cabras prefieren pastorear sobre otros grupos funcionales más nutritivos (Bartolome *et al.*, 1998). Esto explicaría la mayor abundancia de gramíneas anuales, detectada en el artículo IV, en las zonas sometidas a pastoreo intenso. Sin embargo, los resultados del artículo V, contradicen esta idea, al

encontrarse una mayor abundancia de gramíneas anuales tras la exclusión a corto plazo del pastoreo. Además, en otro estudio llevado a cabo en Canarias (Bermejo *et al.*, 2012), este grupo funcional se mostró neutral ante el abanono del pastoreo. El tamaño de las plantas es un factor importante a la hora de determinar la respuesta de las especies anuales a la protección del pastoreo, de manera que las especies de mayor tamaño se ven favorecidas por la exclusión, mientras que las especies más pequeñas se ven, en general, perjudicadas por la misma (Osem *et al.*, 2004). Las gramíneas anuales de este estudio presentan tanto portes altos (p. ej., *Avena barbata*, *Briza maxima*, *Cynosurus echinatus*, etc.) como portes bajos (p. ej., *Aira caryophyllea*, *Catapodium rigidum*, *T. distachya*, etc.). Por lo tanto, en el caso de los ecosistemas estudiados, el grupo funcional gramíneas anuales, puede ser considerado como un grupo amplio con una variada gama de respuestas al abandono del pastoreo, debido a su estructura. Adicionalmente, si consultamos la bibliografía podemos encontrar cómo algunas de las especies que forman parte de este grupo funcional, por ejemplo *A. sterilis*, pueden aumentar o disminuir tras la exclusión del pastoreo en función de la productividad de la zona de estudio, la intensidad de pastoreo o la presencia de especies de mayor tamaño (Noy-Meir *et al.*, 1989; Osem *et al.*, 2004).

Los resultados indican, que existe cierta tendencia a que los ecosistemas más productivos registren un mayor efecto del pastoreo que los ecosistemas menos productivos. Este hecho, coincide con el modelo general de Milchunas *et al.* (1988) y la aproximación a pequeña escala realizada por Osem *et al.* (2002), quienes proponen que la magnitud de los efectos del pastoreo es dependiente de la productividad y la humedad de la zona de estudio. Por un lado, en el artículo IV, se demostró que la composición funcional de los ecosistemas de estudio, está en gran parte determinada por la interacción entre el régimen de pastoreo y la orientación. En este trabajo, la diferencia entre la orientación norte vs. sur, radica en que la primera cuenta con un mayor aporte hídrico proporcionado por la incidencia de los

vientos alisios. Por otro lado, el artículo V, realizado en los Parques Rurales de Anaga y Valle Gran Rey, también apoya esta idea ya que se observó que la composición funcional únicamente se ve afectada por la exclusión del pastoreo en el pastizal más húmedo y productivo, situado en el Parque Rural de Anaga. En el artículo IV solo se pudieron extraer conclusiones para la vertiente norte, en la que al menos dos regímenes de pastoreo, pastoreo moderado y abandono, estaban bien representados. En esta vertiente, las herbáceas perennes fueron menos abundantes en las zonas pastoreadas. Al igual que ocurrió en el artículo V, donde las herbáceas perennes (erectas y geófitos) se ven favorecidas por la exclusión a corto plazo del pastoreo. Los valores altos de energía de este grupo funcional (Bermejo, 2003), pueden explicar un alto consumo por parte del ganado y en consecuencia, una menor abundancia de este grupo funcional en presencia de pastoreo. Por otro lado, la menor abundancia de gramíneas perennes en las zonas abandonadas puede ser debida a su sustitución por especies arbustivas, en su avance en el proceso de sucesión secundaria. Mientras que, la mayor abundancia de leguminosas anuales en las zonas pastoreadas, detectada también en el artículo V, coincide con otros estudios realizados en ecosistemas seminaturales de Canarias (Bermejo *et al.*, 2012) y encuentra su explicación en el hecho de que las especies de leguminosas anuales de pequeño tamaño, que caracterizan las zonas de estudio (*Medicago* spp., *Trifolium* spp.), son generalmente favorecidas por el pastoreo (Noy-Meir *et al.*, 1989), el cual, además, parece afectar positivamente a su banco de semillas (Russi *et al.*, 1992; Sternberg *et al.*, 2003).

Autores como Sternberg *et al.* (2000), consideran que las especies vegetales herbáceas constituyen un grupo funcional muy amplio, caracterizado por su heterogeneidad de rasgos morfológicos, y argumentan que este grupo carece de una respuesta uniforme al pastoreo. Por lo tanto, en el artículo V, se optó por realizar una subdivisión más profunda de este grupo funcional en función de su hábito de crecimiento erecto o postrado, la presencia de roseta basal o la forma de vida geófito, siguiendo a varios

autores (McIntyre y Lavorel, 2001; Noy-Meir y Oron, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2007; Lavorel *et al.*, 2007). Siguiendo la tendencia global, este trabajo reveló que el pastoreo favorece las especies con hábito postrado o con roseta basal sobre las especies erectas, más accesibles al ganado (Díaz *et al.*, 2007). También se detectó una mayor abundancia de geófitos en las parcelas de exclusión, que puede ser resultado del efecto perjudicial del pisoteo en los órganos de reserva de este grupo funcional (Dupré y Diekmann, 2001).

Aunque no son grupos funcionales, trataremos aquí los resultados referentes al origen de las especies, analizados en el artículo IV. La frecuencia de las especies endémicas y nativas de Canarias no fueron afectados por el régimen de pastoreo, sin embargo, el análisis de la composición de especies y los resultados del artículo V sí sugiere que el abandono de pastoreo favorece a determinadas especies arbustivas endémicas. Este hecho puede ser resultado de la larga historia de pastoreo y de explotación antrópica de los ecosistemas seminaturales de las Islas Canarias, que probablemente ha provocado la eliminación de la mayoría de las especies sensibles al pastoreo y por lo tanto condicionado el efecto del régimen de pastoreo en estos grupos. La compleja interacción de tres vías (régimen de pastoreo*año*orientación) detectada para las especies introducidas puede ser consecuencia de sus diferentes orígenes geográficos (p. ej., americano: *Agave americana*, euro-asiático: *Lolium perenne*, sudafricano: *Oxalis pes-caprae*), que puede determinar su respuesta a ciertas condiciones ambientales (Arévalo *et al.*, 2005), tales como las relacionadas con la precipitación anual y la orientación, evitando la aparición de respuestas consistentes al régimen de pastoreo.

Composición de especies

Los cuatro años de exclusión transcurridos en los artículos I y V, no han producido cambios lo suficientemente intensos en la composición de especies como para detectar un patrón común de cambio, sin embargo

analizando de forma conjunta ambos estudios se pueden apreciar algunas tendencias claras. Por un lado, observamos como entre las especies favorecidas por la exclusión del pastoreo se encuentran algunas especies arbustivas, endémicas de las Islas Canarias, *S. radicans* y *S. acualis* (artículo I), o nativas como *P. laevigata* y *P. saxatile* (artículo V), lo cual coincide con los resultados obtenidos para la composición funcional. Otras especies arbustivas, que pueden resultar menos palatables al ganado por su toxicidad como *E. lamarkii* o *C. fusca*, cuyas hojas además no están disponibles a lo largo de todo el año, parecen ser más abundantes en presencia de pastoreo. Por otro lado, el geófito *O. pes-caprae* parece verse favorecido en ambos estudios por la exclusión del pastoreo, algo que coincide con aquellos estudios que indican que las cabras pueden resultar una herramienta de control para esta especie invasora (García *et al.*, 2012). No obstante, en el artículo IV, esta especie se ve favorecida en condiciones de pastoreo intenso. Este resultado, en principio contradictorio, puede explicarse porque las cargas ganaderas elevadas, como un factor de perturbación, pueden favorecer la entrada de especies exóticas en los ecosistemas (Loeser *et al.*, 2007).

En el artículo I, los cambios detectados en la composición florística estuvieron relacionados con un mayor contenido de magnesio, en su forma iónica, en las parcelas excluidas, mostrando como el pastoreo puede afectar al funcionamiento de los ecosistemas a través de sus impactos en las condiciones del suelo (Liebig *et al.*, 2006). Por otro lado, en el artículo V, se observó como los cambios en la composición de especies dependen del contexto, ya que, al igual que ocurrió con los cambios en la composición funcional, estos cambios solo se manifestaron en el pastizal más húmedo y productivo.

En el artículo III, se observó cómo el efecto a largo plazo del abandono en la composición específica depende de la comunidad vegetal estudiada (Alados *et al.*, 2004). En los pastizales del sur de La Palma no fue

posible discriminar las zonas pastoreadas de las zonas abandonadas en base a su composición de especies. Resultado que se puede atribuir principalmente a tres factores. En primer lugar, al igual que ocurriese en el artículo V, la escasa productividad de los pastizales de estudio (la menor de todos los trabajos), puede resultar en una menor magnitud de los efectos del pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988; Osem *et al.*, 2002). En segundo lugar, la presión ganadera del sur de la Palma es también menor que en el resto de estudios. La presión ganadera es una de las principales variables determinantes del efecto de los herbívoros en las comunidades vegetales, y es sabido que presiones ganaderas bajas pueden tener efectos mínimos o nulos sobre las comunidades vegetales (Milchunas *et al.*, 1988). Este hecho se confirma en el artículo IV, donde los efectos del pastoreo son más evidentes cuando la carga ganadera es elevada. Por último, los ecosistemas seminaturales estudiados son el resultado de una larga historia de presión antropogénica que ha originado ecosistemas dominados por especies herbáceas, principalmente de origen mediterráneo, resistentes al uso ganadero (Perevolotsky y Seligman, 1998), lo que explica que la exclusión del pastoreo apenas provoque cambios en los pastizales estudiados.

Por el contrario, sí se encontraron diferencias claras en la composición de especies de los matorrales de sustitución entre las zonas pastoreadas y las zonas abandonadas. Como ya hemos comentado, las especies arbustivas son más sensibles al efecto del pastoreo que las especies herbáceas que dominan los ecosistemas de pastizal, por lo que es lógico esperar un efecto más evidente del abandono del pastoreo en los ecosistemas dominados por este tipo de especies (Perevolotsky y Seligman, 1998; Zamora *et al.*, 2001; Tzanopoulos *et al.*, 2007). Tanto en este estudio como en el artículo IV, podemos observar cómo el abandono a largo plazo del pastoreo, favorece la recuperación de especies arbustivas como *A. viscosus*, *A. foliolosus*, *P. laevigata*, *T. canariensis* y *S. acaulis*, mientras que especies herbáceas como *Anisantha* spp., *Avena* spp., *Briza* spp., *Medicago* spp. y *Trifolium* spp., tienden, por lo general, a ser más

abundantes en las zonas pastoreadas. Estos resultados están avalados por los de aquellos autores que revelan un efecto negativo del pastoreo sobre las especies arbustivas endémicas de las islas (Nogales *et al.*, 1992; Rodríguez-Piñero y Rodríguez-Luengo, 1993). Sin embargo, también encontramos especies arbustivas endémicas de la Macaronesia como *Hypericum canariense*, y endémicas de canarias como *Echium leucophaeum*, *Echium strictum* e *Hypericum reflexum*, que son comunes en las zonas pastoreadas. De este modo comprobamos no solo que, no todas las especies arbustivas endémicas se ven negativamente afectas por el pastoreo, sino que algunas se ven favorecidas y puesto que estas especies endémicas tienen valor forrajero (Pérez de Paz y Hernández, 1999; Arévalo *et al.*, 2012), pueden ser un importante recurso en los ecosistemas seminaturales.

Finalmente en el artículo III, en los ecosistemas de pinar, el efecto del abandono del pastoreo en la composición de especies fue dependiente de la cobertura de la bóveda. En las formaciones vegetales de pinar abierto, encontramos la discriminación más clara entre las zonas pastoreadas y las zonas abandonadas, mientras que en el pinar denso no se pudo discriminar claramente entre la composición de especies de las zonas pastoreadas y la de las zonas abandonadas. En estas formaciones vegetales nuevamente las especies arbustivas, como *E. arborea* y *A. viscosus*, son más abundantes en las zonas abandonadas, al igual que ocurre con *P. canariensis*. La sensibilidad de los bosques al pastoreo es conocida (Nogales *et al.*, 1992; Olf *et al.*, 1999; Vesik *et al.*, 2004), por lo que podemos asumir que el pastoreo es un factor importante que determina la composición de especies en ambas formaciones vegetales. En el caso del pinar denso, el aumento del endemismo palmero *L. campylocladus* ssp. *hillebrandii* en presencia de pastoreo es un resultado interesante. Este endemismo, característico de los pinares palmeros, podría verse favorecido por una mayor apertura de la bóveda en presencia de pastoreo, generada al disminuir la abundancia de las especies arbustivas y arbóreas previamente mencionadas.

En lo referente al efecto de la carga ganadera en la composición florística, en el artículo IV no se observaron grandes diferencias entre las áreas sometidas a pastoreo moderado y las sometidas a pastoreo intenso. Como ya hemos argumentado, una larga historia de perturbaciones antrópicas puede dar lugar a ecosistemas que son altamente resistentes a la explotación ganadera (Perevolotsky y Seligman, 1998), minimizando por tanto, las diferencias entre los regímenes de pastoreo estudiados. Las áreas con menores cargas ganaderas estuvieron caracterizadas por leguminosas anuales (*Medicago* spp., *Trifolium* spp.), especies típicamente favorecidas por el pastoreo (Noy-Meir *et al.*, 1989), que pueden mostrar su máxima abundancia a niveles intermedios de pastoreo (Fensham *et al.*, 1999). Por otro lado, en las zonas sometidas a pastoreo intenso, las especies exóticas (*O. pes-caprae* y *S. atropurpurea*), pueden verse favorecidas, como ya se ha mencionado, por la perturbación generada por las cargas ganaderas elevadas (Loeser *et al.*, 2007). La abundancia de *G. robertianum* en estas zonas puede ser resultado de su escasa palatabilidad (Briner y Frank, 1998), mientras que la espinescencia del endemismo macaronésico *C. salicifolia* puede ayudarlo a eludir la presión del pastoreo (Cornelissen *et al.*, 2003).

Analizando los trabajos presentados en esta tesis doctoral, se puede apreciar que algunas especies aumentan su presencia tras el abandono del pastoreo en unas ocasiones, pero la disminuyen en otras. Por ejemplo, *C. monspeliensis* es más abundante en los pastizales pastoreados del Parque Rural de Teno, mientras que en el Parque Rural de Anaga es más común en los ecosistemas seminaturales abandonados; *Rumex lunaria* es más abundante en los pastizales del sur de La Palma tras el abandono del pastoreo, pero sin embargo en los matorrales de sustitución es más abundante en presencia de pastoreo. Este tipo de respuestas contradictorias son comunes en la bibliografía (p.ej., Noy-Meir *et al.*, 1989; Osem *et al.*, 2004), y pueden ser explicadas, en parte, por el forrajeo selectivo de las cabras. El comportamiento forrajero de las cabras puede variar en función de la raza (Jauregui *et al.*, 2008; Glasser *et al.*, 2012), en los pastos del sur

de La Palma la raza dominante es la palmera, mientras que las razas tinerfeña y majorera son comunes en el resto de áreas de estudio. También puede variar en función de diversos factores, como la precipitación, la temperatura, el viento, las características del terreno, la diversidad y estructura de la comunidad vegetal y el grado de suplementación alimenticia que reciben (Zamora *et al.*, 2001; Decandia *et al.*, 2008). Noy-Meir *et al.* (1989) argumentan también que las especies vegetales responden de forma unimodal al pastoreo, por lo que su respuesta a la exclusión del mismo dependerá de las cargas ganaderas de la zona pastoreada.

Finalmente, en los trabajos presentados se detectó que existen variables más importantes, a la hora de condicionar la composición de especies, que el pastoreo. Por ejemplo, en los estudios a corto plazo (artículos I y V), el año de estudio tuvo más influencia en la composición de especies que el pastoreo. El clima mediterráneo tiene como rasgo fundamental una considerable variación temporal, y la composición florística de las comunidades de plantas anuales, cuya dinámica natural incluye la regeneración cada año a partir del banco de semillas, puede estar altamente influenciada por los cambios estacionales y anuales de las precipitaciones (Figueroa y Davy, 1991; Espigares y Peco, 1995). La altitud, una de las variables más importantes en las Islas Canarias que condiciona la composición de especies (Fernández-Palacios y de Nicolás, 1995; Arévalo *et al.*, 2005), también se ha revelado como un factor más importante que el pastoreo a la hora de determinar la composición de especies de los ecosistemas seminaturales estudiados (artículos I y III). Lo mismo ocurre con la distancia a los núcleos urbanos, que también ha probado tener efectos significativos en la composición de especies de diversas comunidades vegetales de las islas (Arévalo *et al.*, 2005, 2008).

Riqueza y diversidad de especies

De forma general los efectos del abandono del pastoreo en la riqueza de especies son escasos. Este hecho puede atribuirse a la baja e

irregular presión ganadera a la que están sometidos los ecosistemas de estudio, la cual ha demostrado tener efectos mínimos o nulos sobre la riqueza y la diversidad de plantas vasculares (Noy-Meir *et al.*, 1989; Milchunas y Lauenroth, 1993). Como acabamos de ver, la variabilidad climática, puede afectar notablemente a la composición específica de las comunidades de plantas dominadas por especies anuales (Figuroa y Davy, 1991; Espigares y Peco, 1995; Peco *et al.*, 1998) y en consecuencia enmascarar los efectos del pastoreo en la riqueza de especies (Ellis y Swift, 1988; Biondini *et al.*, 1998; Gillen y Sims, 2004). Además, la larga historia de pastoreo de los ecosistemas seminaturales probablemente ha derivado en la eliminación de la mayor parte de las especies sensibles al pastoreo, dificultando su recuperación desde fuentes de propágulos cercanas y, diluyendo por tanto, el efecto del pastoreo en la riqueza de especies y minimizando también los cambios en la composición específica. Esta idea se vería apoyada por la elevada similitud encontrada entre los bancos de semillas y la vegetación epigea de algunas de las zonas de estudio (Fernández-Lugo *et al.*, 2010).

El artículo II, abordó específicamente el impacto del pastoreo en la riqueza de especies a lo largo de diferentes escalas espaciales. En este trabajo se detectó que las curvas de rarefacción, que indican la acumulación de especies al aumentar las unidades de muestreo (Colwell y Coddington, 1994), se ven afectadas por la exclusión del ganado en las escalas comprendidas entre 0,01 y 10 m² donde la riqueza de especies es mayor en presencia de pastoreo. Sin embargo, la relación especies-área no se vio afectada por la exclusión del pastoreo y tampoco lo hicieron la riqueza y diversidad de especies en el trabajo I. Por lo tanto, puesto que las curvas de rarefacción se construyeron con datos de los cinco años de estudio, las diferencias detectadas se atribuyen a que la variabilidad interanual de la composición de especies es mayor en las zonas pastoreadas, es decir, a una mayor heterogeneidad temporal en presencia de pastoreo (Alder *et al.*, 2001). Uno de los principales efectos del pastoreo es el aumento de la

heterogeneidad mediante la generación de micrositios producidos por los hábitos alimenticios de las cabras. El consumo de las especies competitivamente dominantes, disminuye los procesos de competencia entre especies y favorece la coexistencia, resultando en el consecuente aumento de la diversidad de especies (al-Mufti *et al.*, 1977; Osem *et al.*, 2004; Hester *et al.*, 2006). Los efectos de la exclusión del pastoreo en la riqueza acumulada de especies no se manifestaron a escalas de 100 m², donde posiblemente otros factores ambientales se vuelven más importantes que el pastoreo a la hora de condicionar la riqueza de especies (Alder *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2007).

En el artículo IV, encontramos que las zonas pastoreadas poseen una mayor riqueza y diversidad de especies que las zonas abandonadas. La capacidad del pastoreo de aumentar la riqueza de especies viene dada, como ya hemos visto, por diversos factores, entre los que destacan su capacidad para dispersar propágulos a través de semillas adheridas al pelo o las patas y de la deposición de heces, la perturbación del suelo y la deposición localizada de heces y orina que favorecen la heterogeneidad espacial, la creación de micrositios favorables para la germinación y el establecimiento de especies y el consumo preferencial de las plantas competitivamente dominantes que relaja los procesos de exclusión competitiva y favorece la coexistencia (al-Mufti *et al.*, 1977; Olf y Ritchie, 1998; Osem *et al.*, 2004; Hester *et al.*, 2006).

En el artículo III, aunque no se detectó ningún cambio en la riqueza de especies, sí se pudo observar que las áreas abandonadas cuentan con una mayor betadiversidad. Este hecho se puede explicar porque las áreas abandonadas derivan de diferentes tipos de vegetación potencial, que han sido sometidas a lo largo de la historia a diferentes grados de presión ganadera evolucionando en las formaciones vegetales estudiadas. Posteriormente, estas zonas fueron abandonadas en momentos diferentes y han seguido diversas vías de sucesión (Briske *et al.*, 2005), lo que puede

resultar en un aumento de la heterogeneidad espacial de la vegetación en los ecosistemas abandonados, y, en consecuencia, en un aumento de la betadiversidad.

Composición química del suelo y productividad primaria neta

El pastoreo puede afectar las propiedades químicas del suelo al alterar los ciclos de nutrientes (Harrison y Bardgett, 2008). En el artículo I, se detectó un aumento de Mg^{2+} en el suelo, tras la exclusión del pastoreo. Mientras que en artículo IV se detectó una disminución del P y la materia orgánica (M.O.) y un aumento de los cationes de cambio tras la exclusión del pastoreo. La deposición de heces y orina asociada al pastoreo puede aumentar la mineralización del suelo (Crawley, 1997), favoreciendo la fertilidad del suelo en las parcelas pastoreadas, tal como indica el aumento detectado en la M.O. y el P. La disminución del contenido de cationes del suelo en respuesta a la presión ganadera ha sido detectada por Cayley *et al.* (2002) y Fornara y du Toit (2008), y es consistente con los resultados de Arévalo *et al.* (2007) en otros pastizales del Archipiélago. El aumento de estos cationes en exclusión puede estar relacionado con una mayor lixiviación en las áreas pastoreadas debido a la perturbación del suelo y a la deposición de orina (Sakadevan *et al.*, 1993; Mohr *et al.*, 2005), así como con mayores tasas de deposición de hojarasca, y consecuentemente una mayor mineralización debido a los mayores niveles de productividad de las parcelas excluidas. Puesto que los pastizales estudiados tienen un alto contenido en cationes intercambiables, su aumento tras la exclusión no favorece necesariamente la fertilidad del suelo.

Siguiendo la tendencia global, la relación entre la exclusión del pastoreo y la productividad primaria neta es positiva (Milchunas y Lauenroth, 1993). Aunque la productividad primaria es una característica esencial para mantener la producción animal, puesto que los cambios detectados no son drásticos, ni consistentes en todos los trabajos, por ejemplo no se detecta ningún efecto en el artículo III, y no están

acompañados de un aumento del suelo desnudo o por una disminución de la calidad de la biomasa, consideramos que no se puede interpretar este resultado como un síntoma de sobreexplotación.

Consideraciones finales

Los resultados obtenidos para los ecosistemas estudiados parecen coincidir con algunos de los grandes planteamientos sobre la relación pastoreo-ecosistemas, principalmente: la respuesta de los grupos y rasgos funcionales al pastoreo, encontrando que, de forma general, el abandono favorece a las especies arbustivas (Perevolotsky y Seligman, 1998; Zamora *et al.*, 2001) y, dentro de las herbáceas, a las especies erectas frente a las especies postradas (Díaz *et al.*, 2007); la relación productividad - efecto del pastoreo, detectando que la magnitud del efecto del pastoreo aumenta con la productividad (Milchunas *et al.*, 1988; Osem *et al.*, 2002); y la relación efecto del pastoreo-carga ganadera, encontrando que la magnitud del efecto del pastoreo aumenta con la carga ganadera (Milchunas *et al.*, 1988; Milchunas y Lauenroth, 1993).

La estructura de los ecosistemas seminaturales, entendida desde el punto de vista de la composición funcional, la diversidad, la productividad y la composición química del suelo, resulta afectada por el abandono del pastoreo. En presencia de pastoreo, los ecosistemas estudiados son más abiertos, diversos y fértiles, presentando la estructura típica de los ecosistemas tradicionalmente gestionados. Mientras que el abandono conduce a etapas más avanzadas de la sucesión secundaria, dominadas por vegetación arbustiva y con una mayor productividad primaria. A pesar de los cambios detectados en la estructura de los ecosistemas seminaturales, no se han observado cambios drásticos en la composición de especies, que sí se han detectado en ecosistemas similares (p. ej., Saïd, 2001; Peco *et al.*, 2006). Son varios los factores que pueden explicar este resultado. Por un lado, el hecho de que en ambientes semiáridos con una historia de pastoreo larga, son comunes las tasas bajas de cambio en la composición de las

especies (Milchunas et al., 1988), en las Islas Canarias las cabras se introdujeron hace más de 2000 años, por lo que podemos considerar que cuentan con una historia de pastoreo relativamente larga. Por otro lado, los ecosistemas estudiados pueden considerarse sistemas no equilibrados, debido a la elevada variabilidad climática típica de los ecosistemas mediterráneos. Como hemos visto, la variabilidad climática interanual afecta de manera significativa a algunas de las variables estudiadas. Algunos autores argumentan que esta variabilidad podría enmascarar o incluso anular los efectos del pastoreo (Biondini *et al.*, 1998; Gillen y Sims, 2004). Finalmente, como ya se ha mencionado a lo largo de esta discusión, si los paisajes están fuertemente influenciados por la presión humana, cabe la posibilidad de que las especies más sensibles al pastoreo hayan desaparecido y de que las fuentes de propágulos de la vegetación natural sean muy escasas (Hobbs *et al.*, 2006). Esto dificultaría que se produjeran cambios en la composición de especies tras el abandono del pastoreo. De hecho, algunas comunidades vegetales naturales, como los bosques termófilos, están cerca de la extinción (del Arco *et al.*, 2010), lo que dificulta la recuperación de la vegetación potencial.

En base a estos resultados, se sugiere que el mantenimiento de paisajes heterogéneos, caracterizados por diferentes intensidades de pastoreo y zonas no pastoreadas y/o reservas excluidas al pastoreo, es una de las claves para la gestión sostenible de los ecosistemas seminaturales de las islas, tal como ha sido sugerido en otros estudios (véase Benton *et al.*, 2003). El pastoreo caprino es una actividad característica de los agroecosistemas tradicionales estudiados, pero la intensidad de pastoreo debe ser controlada a lo largo del tiempo para evitar efectos negativos sobre la vegetación, como por ejemplo, la reducción drástica de las especies arbustivas y palatables o la expansión de especies exóticas. Además, es necesario mantener áreas abandonadas o excluidas al pastoreo para preservar las especies arbustivas endémicas, más sensibles al mismo.

De acuerdo con la definición dada por Hobbs *et al.* (2006), algunos de los ecosistemas seminaturales de las Islas Canarias podrían ser considerados como “nuevos ecosistemas” o “ecosistemas emergentes” resultantes de las acciones humanas. Tal como argumentan estos autores, se puede considerar que este tipo de ecosistemas estarían en una situación intermedia entre los ecosistemas naturales o prístinos y los ecosistemas explotados de forma intensiva. De acuerdo con estos autores, tras el abandono del pastoreo estos ecosistemas podrían quedarse estancados en el proceso de sucesión secundaria, de esta manera estos nuevos ecosistemas podrían existir en un estado estable, sin depender de la continua intervención humana para su mantenimiento. Aunque sin duda, es necesario un estudio más a largo plazo, que el incluido en esta tesis doctoral, para poder realizar tal afirmación. Pero si este fuera el caso, la recuperación de una condición madura pre-existente puede ser inviable, siendo justificable su explotación, aprovechando los recursos naturales que brindan estos ecosistemas y minimizando los efectos negativos que pudiera tener el pastoreo, mediante una correcta gestión ganadera. En este marco, las cabras son los animales mejor adaptados para convertir la vegetación de zonas marginales, con baja calidad de recursos naturales, en productos de alta calidad, jugando un importante papel socioeconómico y siendo, con frecuencia, una de las pocas actividades económicas que se pueden llevar a cabo en estos ecosistemas (Decandia *et al.*, 2008).

Según autores como García *et al.* (2012), la mayoría de los efectos perjudiciales para el medioambiente que se le han atribuido tradicionalmente al pastoreo caprino, derivan de prácticas de gestión inadecuadas, como presiones de pastoreo muy elevadas. Estos autores también consideran que el pastoreo puede ser una herramienta útil para la conservación si se gestiona adecuadamente. En las Islas Canarias aún carecemos de un conocimiento profundo de las interacciones ecológicas que se producen entre las cabras y las especies nativas (Arévalo *et al.*, 2012) y por lo tanto, de la utilidad del pastoreo para su conservación. Aunque,

algunos autores como Bermejo y Lauenroth (2012) afirman que el pastoreo caprino puede ser una herramienta útil para la conservación de la avifauna característica de las formaciones vegetales abiertas. Por otro lado, Gangoso *et al.* (2006) han informado sobre los efectos negativos que la eliminación del pastoreo puede tener en subespecies de aves carroñeras endémicas de Canarias. Además, el pastoreo tradicional se ha apuntado como una actividad necesaria para conservar los recursos genéticos de algunas de las razas caprinas canarias (Bermejo *et al.*, 2003), que han evolucionado en razas genéticamente diferenciadas, propias de las islas, tras su introducción por lo primeros pobladores (Martínez *et al.*, 2006). Es importante tener en cuenta, que la conservación de los valiosos recursos genéticos de estas razas autóctonas, algunas de las cuales se encuentran actualmente en peligro de desaparición, se ha convertido en un objetivo importante de la biología de la conservación (Hall y Ruane, 2003; Alderson, 2008; García *et al.*, 2012). Tampoco debemos olvidar que la conservación de esta actividad tradicional es fundamental para el mantenimiento de la industria quesera, siendo el queso, de reconocido prestigio internacional, uno de los productos emblemáticos de nuestra gastronomía.

Para concluir, queremos recordar que existen dos visiones fundamentales de los ecosistemas tradicionalmente gestionados. La opinión tradicional es que se trata de ecosistemas gravemente degradados. Sin embargo una interpretación alternativa, más reciente, defiende que los agroecosistemas cuentan con importantes valores paisajísticos, socioeconómicos y culturales. Y que además, poseen características biológicas y ecológicas, que juegan un importante papel en la conservación de la fauna silvestre. Esta segunda visión, aboga por la ganadería como una herramienta necesaria para la gestión de estos ecosistemas (Perevolotsky y Seligman, 1998; Zamora *et al.*, 2001). De hecho, dentro de la literatura de la biología de la conservación es cada vez más común encontrar trabajos centrados en el estudio de agroecosistemas (Krebs *et al.*, 1999; Benton *et al.*, 2003; Magurran, 2005; Durant *et al.*, 2008; Derner *et al.*, 2009; de Bello

et al., 2010; Klaus *et al.*, 2011; Cocca *et al.*, 2012). Pero independientemente de qué punto de vista consideremos el más adecuado, es innegable que el ser humano es una fuente inagotable de transformación de los ecosistemas y que este hecho, característico del cambio global, es inevitable, especialmente si tenemos en cuenta la tendencia mundial al incremento poblacional. La mayoría de los ecosistemas del mundo están en mayor o menor medida afectados por el ser humano. En el caso de Canarias, es fácil obtener una visión del alto grado de antropización de nuestros ecosistemas comparando los mapas de vegetación actual y potencial realizados por del Arco *et al.* (2003). Este hecho determina que sea fundamental incrementar nuestro conocimiento sobre la dinámica y el funcionamiento de los ecosistemas seminaturales, de manera que podamos gestionarlos correctamente y de una forma sostenible.

Conclusiones

1. La estructura de los ecosistemas seminaturales, entendida desde el punto de vista de la composición funcional y de especies, la diversidad, la productividad primaria y la composición química del suelo, se ve afectada por el abandono del pastoreo.
2. En general, en los ecosistemas seminaturales estudiados, el abandono del pastoreo conduce a etapas más avanzadas de la sucesión secundaria, dominadas por vegetación arbustiva y con una mayor productividad primaria. En presencia de pastoreo los ecosistemas son más abiertos, diversos y fértiles (mayor contenido en fósforo y materia orgánica), presentando una estructura típica de ecosistemas tradicionalmente gestionados.
3. Los efectos del abandono del pastoreo en la composición funcional y de especies y en la diversidad de los ecosistemas seminaturales estudiados dependen de la carga ganadera. Estos efectos son más evidentes a medida que aumenta la intensidad del pastoreo.
4. Los efectos de la exclusión/abandono del pastoreo en los ecosistemas seminaturales estudiados están condicionados por la productividad primaria neta. Los efectos en la composición funcional y de especies son más relevantes en los ecosistemas más productivos, mientras que los efectos en los nutrientes del suelo son más evidentes en los ecosistemas menos productivos.
5. El tipo de comunidad vegetal analizada influye en la magnitud del efecto del abandono del pastoreo en la composición de especies, siendo este menor en las formaciones vegetales dominadas por especies herbáceas que en las dominadas por especies arbustivas y/o arbóreas.
6. La orientación, norte vs. sur, juega papel importante a la hora de determinar el efecto del abandono del pastoreo en la composición

funcional de los ecosistemas seminaturales estudiados, aunque este efecto debe ser analizado en mayor profundidad.

7. A nivel de grupos funcionales, el abandono del pastoreo favorece fundamentalmente a las especies arbustivas, que aumentan a medida que disminuye la carga ganadera. Mientras que las cargas ganaderas elevadas favorecen a las gramíneas anuales y las cargas ganaderas moderadas favorecen a las gramíneas perennes y a las leguminosas anuales.
8. Las especies con hábito prostrado o con roseta basal, menos accesibles al ganado, disminuyen tras la exclusión del pastoreo, mientras que las especies herbáceas erectas, más accesibles al ganado, y los geófitos aumentan.
9. En general, las especies arbustivas endémicas de las islas Canarias como *Adenocarpus viscosus*, *Adenocarpus foliolosus*, *Teline canariensis*, *Sonchus radicans* y *Sonchus acaulis*, se ven favorecidas por la exclusión del pastoreo.
10. Algunas especies arbustivas endémicas de Canarias y de la Macaronesia con valor forrajero, como *Hypericum canariense*, *Echium leucophaeum*, *Echium strictum* e *Hypericum reflexum*, se ven favorecidas por el pastoreo, por lo que pueden ser un importante recurso en los ecosistemas seminaturales.
11. Especies arbustivas poco palatables como *Euphorbia* spp. o *Ceropegia fusca*, gramíneas anuales como *Anisantha* spp., *Avena* spp., *Briza* spp., y leguminosas anuales como *Medicago* spp. y *Trifolium* spp., son, en general, más abundantes en presencia de pastoreo.
12. Existen variables ambientales y antrópicas (p.ej., variabilidad interanual, altitud, distancia a núcleos urbanos) que pueden tener un efecto más significativo que el pastoreo a la hora de determinar la composición de especies de los ecosistemas seminaturales estudiados

13. De forma general, los efectos del abandono del pastoreo en la riqueza de especies son escasos, pero cuando ocurren son negativos y dependientes de la escala.
14. El pastoreo aumenta la fertilidad del suelo, mediante aumentos en el contenido de fósforo y de materia orgánica. Aunque se detecta una disminución de los cationes de intercambio en presencia de pastoreo, puesto que el contenido de estos cationes en el suelo es elevado, esta disminución no afecta necesariamente a la fertilidad del suelo.
15. El pastoreo caprino es una actividad característica y determinante de la estructura de los agroecosistemas tradicionales estudiados. Sin embargo, la intensidad de pastoreo debe ser controlada a lo largo del tiempo para evitar efectos negativos sobre la vegetación, como por ejemplo, la reducción drástica de las especies arbustivas y palatables o la expansión de especies exóticas. También es necesario mantener áreas abandonadas o excluidas al pastoreo para preservar las especies arbustivas endémicas, más sensibles al mismo.
16. La ganadería extensiva, actividad cultural en retroceso es, en muchos casos, la única forma viable de explotación de los recursos naturales que ofrecen los ecosistemas seminaturales. El pastoreo bien gestionado es compatible con la conservación de los espacios naturales estudiados y presta un servicio básico a la sociedad, por lo que consideramos que esta actividad debe ser fomentada por las administraciones públicas.

Referencias

- Acebes, J.R., del Arco, M., García, A., León, M.C., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Wildpret, W., Martín, V.E., Marrero, M. y Rodríguez, C.L., 2004. Pteridophyta, spermatophyta. En: Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N. y Arechavaleta, M. (coord.) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*, pp.96-143. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, España.
- Acebes, J.R., León, M.C., Rodríguez, M.L., del Arco, M., García, A., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Martín, V.E. y Wildpret, W. 2010. Pteridophyta, Spermatophyta. En: Arechavaleta, M., Rodríguez, S., Zurita, N. y García, A. (coord.) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*, pp. 119-172. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, España.
- Adler, P.B., Raff, D.A. y Lauenroth, W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Adler, P.B., White, E.P., Lauenroth, W.K., Kaufman, D.M., Rassweiler, A. y Rusak, J.A. 2005. Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology* 86: 2032-2039.
- Alados, C., El Aich, A., Papanastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D. y Cabezudo, B. 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180: 523-535.
- Alderson, L. 2008. Breeds at risk: Definition and measurement of the factors which determine endangerment. *Livestock Science* 16: 1170-1175.
- Al-Mufti, M.M., Sydes, C.L., Furness, S.B., Grime, J.P. y Band, S.R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759-791.
- AOAC 1990. *Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemist*. 15th ed. Association of Official Analytical Chemists, Washington D.C., Estados Unidos.
- Arévalo, J.R., China, E. y Barquín, E. 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118: 291-296.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D. y Fernández-Palacios, J.M. 2008. Changes in species composition and litter production in response to anthropogenic corridors in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Plant Biosystems* 142: 614-622.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M. y Fernández-Palacios, J.M. 2005. Distribution of alien vs. native plant species in

- roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspectives in Plant Ecology* 7: 185-202.
- Arévalo, J.R., Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L. y Bermejo, L.A. 2012. Grazing Management and Impact in the Canary Islands: Rethinking Sustainable Use. En Arévalo, J.R. (ed.) *Grazing Ecology: Vegetation and Soil Impact*, pp. 00-00. Nova Publishers, ISBN 978-1-62100-436-3.
- Arévalo, J.R., Mora, J.L. y China, E. 2012. Forage quality of native pastures on Lanzarote Island (Canary Islands). *Journal of Food, Agriculture and Environment*. 10: 696-701.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Bartolome, J., Franch, J., Plaixats, J. y Seligman, N.G. 1998. Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heath-woodland range. *Journal of Range Management* 51: 383-391.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bermejo, L.A. 2003. *Conservación de los recursos genéticos caprinos en los espacios protegidos de canarias: impacto social y ambiental*. Mata, J. y Delgado, J.V. (dir.). Tesis doctoral, Universidad de Córdoba, Córdoba, España.
- Bermejo, L.A. y Lauenroth, W.K. 2012. Conservation Grazing Management: A Novel Approach to Livestock Management and Biodiversity Conservation on the Canary Islands. *Journal of Sustainable Agriculture* 36: 744-758.
- Bermejo, L.A., de Nascimento, L., Mata, J., Fernández-Lugo, S., Camacho, A., Arévalo, J.R. 2012. Responses of plant functional groups in grazed and abandoned areas of a Natural Protected Area. *Basic and Applied Ecology* 13: 312-318.
- Biondini, M.E., Patton, B.D. y Nyren, P.E. 1998. Grazing Intensity and Ecosystem Processes in a Northern Mixed-Grass Prairie, USA. *Ecological Applications* 8: 469-479.
- Briner, T. y Frank, T. 1998. The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology* 133: 123-133.
- Briske, D.D., Fuhlendor, S.D. y Smeins F.E. 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: A synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management* 58: 1-10.
- Carmel, Y. y Kadmon, R. 1999. Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology* 145: 243-254.
- Castroviejo, S. (coord.) 1986-2012. *Flora iberica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España.

- Cayley, J.W.D., McCaskill, M.R. y Kearney, G.A. 2002. Available phosphorus, sulfur, potassium, and other cations in a long-term grazing experiment in south-western Victoria. *Australian Journal of Agricultural Research* 53: 1349-1360.
- China, E., Barquín, E. y Salcedo, G. 1993. Las praderas de Teno. Suelos, vegetación, producción, calidad y manejo. En: Olea, L., Usano, J., Alcolado, V., Meco, R., López-Carrasco, C., López-Brea, N., Rioja, A., Peco, A. y Caballero, J.R. (eds.) *XXXIII Reunión Científica de la SEEP*, pp. 285-291. SEEP, Ciudad Real, España.
- Colwell, R.K. y Coddington, A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 345: 101-118.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Crawley, M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*, pp. 401-474. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Daget, P. y Poissonet, J. 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. *Annales Agronomiques* 22: 5-41.
- de Bello, F., Lepš, J. y Sebastiá, M.T. 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34.
- De Paz, P.L. y Hernández-Padrón, C.E. 1999. *Plantas medicinales o útiles en la flora canaria*. Francisco Lamus Editor, La Laguna, España.
- Decandia, M., Yiakoulaki, M.D., Pinna, G., Cabiddu, A. y Molle, G. 2008. Foraging behaviour and intake of goats browsing on Mediterranean shrublands. En: Cannas, A. y Pulina, G. (eds.) *Dairy goats feeding and nutrition*, pp 161-188. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Del Arco, M., González-González, R., Garzón-Machado, V. y Pizarro-Hernández, B. 2010. Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation* 19: 3089-3140.
- Del Arco, M., Pérez de Paz, P.L., Acebes, J.R., González-Mancebo, J.M., Reyes-Betancort, J.A., Bermejo, J.A., de Armas, S. y González-González, R. 2006. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici* 43: 167-192.
- Del Arco, M., Wildpret, W., Pérez de Paz, P.L., Rodríguez, O., Acebes, J.R., García, A., Martín, V.E., Reyes, J.A., Salas, M., Díaz, M.A., Bermejo, J.A., González, R., Cabrera, M.V. y García, S. 2003.

- Cartografía 1:25.000 de la Vegetación Canaria*. GRAFCAN S.A. Santa Cruz de Tenerife, España.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. y Campbell B.D. 2007. Plant trait responses to grazing: a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Dupré, C. y Diekmann, M. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grassland in southern of Sweden. *Ecography* 24: 275-286.
- Ellis, J.E. y Swift, D.M. 1988. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management* 41: 450-459.
- Espigares, T. y Peco, P. 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: Impact of Autumn drought. *The Journal of Ecology* 83:135-142.
- Fensham, R., Holman, J. y Cox, M. 1999. Plant species responses along a grazing disturbance gradient in Australian grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 77-86.
- Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Naranjo, A., Bermejo, L.A. y Arévalo, J.R. 2010. El banco de semillas del suelo de un pasto de La Gomera (Islas Canarias). Variación estacional y relación con la cubierta vegetal. En: Calleja, A., García, R., Ruiz, A. y Peláez, R. (coord.) *Pastos fuente natural de energía* pp. 29-36. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, León, España.
- Fernández-Palacios, J.M. y de Nicolás, J.P. 1995. Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 6: 183-190.
- Figueroa, M.D. y Davy, J.A. 1991. Response of Mediterranean grassland species to changing rainfall. *Journal of Ecology* 79: 925-941.
- Fornara, D.A. y du Toit, J.T. 2008. Community-level interactions between ungulate browsers and woody plants in an African savanna dominated by palatable-spinescent *Acacia* trees. *Journal of Arid Environments* 72: 534-545.
- Gabay, O., Perevolotsky, A., Bar Massada, A., Carmel, Y. y Shachak, M. 2011. Differential effects of goat browsing on herbaceous plant community in a two-phase mosaic. *Plant Ecology* 212: 1643-1653.
- Gangoso, L., Donazar, J., Scholz, S., Palacios, C.J. y Hiraldo, F. 2006. Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation* 15: 2231-2248.
- García, R.R., Celaya, R., García, U. y Osoro, K. 2012. Goat grazing, its interactions with other herbivores and biodiversity conservation issues. *Small Ruminant Research* 107: 49-64.

- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., del-Arco-Aguilar, M. y Pérez de Paz, P.L. 2010. Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation* 143: 2685-2694.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gillen, R.L. y Sims, P.L. 2004. Stocking rate, precipitation and herbage production on sand sagebrush-grassland. *Journal of Range Management* 55: 148-152.
- Glasser, T.A., Landau, S.Y., Ungar, E.D., Perevolotsky, A., Dvash, L., Muklada, H., Kababya, D. y Walker, J.W. 2012. Foraging selectivity of three goat breeds in a Mediterranean shrubland. *Small Ruminant Research* 102: 7-12.
- Gobierno de Canarias 1994. *Ley 12/1994, de 19 de diciembre, de Espacios Naturales de Canarias*. Boletín Oficial de Canarias, 24 de Diciembre de 1994, N°157.
- Guma, I.R., Santos-Guerra, A., Reyes-Betancort, J.A., Padrón-Mederos, M.A., Méndez, P. y González-Montelongo, R. 2011. Perennial forage legumes endemic to the Canary Islands: collection and ex situ conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58: 181-187.
- Gutman, M., Perevolotsky, A. y Sternberg, M. 2000: Grazing effects on a perennial legume, *Bituminaria bituminosa* (L) Stirton, in a Mediterranean rangeland. *Options Méditerranéennes* 45: 299-303.
- Hall, S.J.G. y Ruane, J. 1993. Livestock breeds and their conservation: a global overview. *Conservation Biology* 7: 815-825.
- Harrison, K.A. y Bardgett, R.D. 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soils and soil biological properties. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (eds.) *The ecology of browsing and grazing*, pp. 201-216. Springer, Berlín, Alemania.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G.R. y Moen, D.J. 2006 Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. En: Dannell, K., Bergström, R., Duncan, P. y Pastor, J. (eds.) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, pp. 97-141. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vila, M., Zamora, R. y Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- Jauregui, B.M., Rosa-García, R., García, U., WallisDeVries, M.F., Osoro, K. y Celaya, R. 2008. Effects of stocking density and breed of goats

- on vegetation and grasshopper occurrence in heathlands, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123: 219-224.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. y Urcelay, C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? En: Canadell, J.G., Pataki, D. y Pitelka, L. (eds.) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, pp. 149-160. Springer, Berlin, Alemania.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lems, K. 1960. Floristic Botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1-94.
- Liebig, M.A., Gross, J.R., Kronberg, S.L., Hanson, J.D., Frank, A.B. y Phillips, R.L. 2006. Soil response to long-term grazing in the northern Great Plains of North America. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 115: 270-276.
- Loeser, M.R.R., Sisk, T.D. y Crews, T.E. 2007. Impact of grazing intensity during drought in an Arizona grassland. *Conservation Biology* 21: 87-97.
- Lorenzo, M.J. 1987. *Estampas etnográficas de Teno Alto*. Ayuntamiento de Buenavista, Tenerife, España.
- Martínez, A., Acosta, J., Vega-Pla, J.L. y Delgado, J.V. 2006. Analysis of the genetic structure of the Canary goat populations using microsatellites. *Livestock Science* 102: 100-140.
- Mata, J., Bermejo, L.A., Delgado, J.V., Camacho, A. y Flores, M.P. 2000. Estudio del uso ganadero en espacios protegidos de Canarias. Metodología. *Archivos de Zootecnia* 49:185-186.
- McIntyre, S. y Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: Steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89: 209-226.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L.W. y Topp, W. 2005. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 693-700.
- Nogales, M., Marrero, M. y Hernández, E.C. 1992. Efectos de las cabras cimarronas (*Capra hircus* L.) en la flora endémica de los pinares de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 20: 79-86.

- Noy-Meir, I. y Oron, T. 2001. Effects of grazing on geophytes in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science* 12: 749-760.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. y Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Olf, H. y Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M. y Smit, R. 1999. Associational resistance of plants to herbivory may lead to shifting mosaics in grazed woodlands. *Plant Biology* 1: 127-137.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. y Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-946.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. y Kigel, J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309.
- Peco, B., Espigares, T. y Levassor, C. 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean pastures. *Applied Vegetation Science* 1: 21-28.
- Peco, B., Sánchez, A.M. y Azcárate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 284-294.
- Peet, R., Wentworth, T.R. y White, P.S. 1998. A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. *Castanea* 63: 262-274.
- Perevolotsky, A. y Seligman, N.G. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48: 1007-1017.
- Porta, J., Lopez-Acevedo, M. y Rodríguez, R. 1986. *Técnicas y experimentos en edafología*. COEAC, Barcelona, España.
- Provenza, F.D., Villalba, J.J., Dziba, L.E., Atwood, S.B. y Banner, R.E. 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research* 49: 257-274.
- Pueyo, Y., Alados, C.L. y Ferrer-Benimeli, C. 2006. Is the analysis of plant community structure better than common species-diversity indices for assessing the effects of livestock grazing on a Mediterranean arid ecosystem? *Journal of Arid Environment* 64: 698-712.
- Rodríguez, A. y Mora, J.L. 2000. El Suelo. En: Morales, G. y Pérez, R. (eds.) *Gran Atlas Temático de Canarias*, pp. 107-120. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife, España.

- Rodríguez-Piñero, J.C. y Rodríguez-Luengo, J.L. 1993. The effect of herbivores on the endemic Canary flora. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 2: 265-271.
- Russi, L., Cocks, P.S. y Roberts, E.H. 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 763-771.
- Saïd, S. 2001. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). *Plant Ecology* 162: 67-76.
- Sakadevan, K., Mackay, A.D. y Hedley, M.J. 1993. Influence of sheep excreta on pasture uptake and leaching losses of sulfur, nitrogen and potassium from grazed pastures. *Australian Journal of Soil Research* 31: 151-162.
- Scurlock, J.M.O., Johnson, K. y Olson, R.J. 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology* 8: 736-753.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A. y Kigel, J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science* 14: 375-386.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E. D. y Kigel, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: A functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- Ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. 1998. *CANOCO Reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: Software for canonical community ordination (version 4.5)* Microcomputer power, Ithaca, Estados Unidos.
- Tzanopoulos, J., Mitchley, J. y Pantis, J.D. 2007. Vegetation dynamics in abandoned crop fields on a Mediterranean island: development of succession model and estimation of disturbance thresholds. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120: 370-376.
- Valdés-Castrillón, B., Talavera-Lozano, S. y Fernández-Galiano F.E. 1987. *Flora vascular de Andalucía Occidental*, 3 volúmenes. Ketres Editora S.A., Barcelona, España.
- Vesk, P.A., Leishman, M.R. y Westoby, M. 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology* 41: 22-31.
- White, P.S. y Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, 3-13 pp. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Whittaker, R.H. 1970. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York, Estados Unidos.
- Zamora, R., Gómez, J.M. y Hódar, J.A. 2001. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y del nivel de organización. En: Zamora, R. y Pugnaire,

F.I. (eds.) *Ecosistemas Mediterráneos, análisis funcional*, pp. 237-268. Colección Textos Universitarios nº 32, CSIC-AEET, Granada, España.

ARTÍCULOS ORIGINALES



I. Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Island pasture

Fernández-Lugo, S.¹, de Nascimento, L.¹, Mellado, M.², Bermejo, L.A.³, Arévalo, J.R.¹

¹Island Ecology and Biogeography Group, Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUETSPC), Universidad de La Laguna (ULL), Avda. Astrofísico Francisco Sánchez s/n, 38206 La Laguna (Tenerife), Spain.

²Departamento de Nutrición Animal, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo 25315. México.

³Department of Agricultural Engineering, Production and Economy, Universidad de La Laguna (ULL), Technical School of Agricultural Engineering, Ctra. de Geneto nº 2, 38201 La Laguna (Tenerife), Spain.

Abstract

Extensive goat production systems have played an important role in the structure and specific composition of Tenerife's pastures. Due to the steady decline of grazing goats in the Island, the study of the impact of removal of goat grazing on plant communities is of primary importance, in order to delineate a proper conservation strategy for these ecosystems. We analyzed changes in floristic composition, species richness, diversity and soil chemical properties of this plant community during four years of removal of goat grazing. No changes in species richness or diversity were detected during the study period, but a species turnover was noted in response to absence of goat grazing, related to soil magnesium content. Although this study showed little changes in Tenerife's pastures after four years of removal of goat grazing, changes on this community are expected due to soil chemical properties modification in response to absence of goat grazing. It is suggested that a longer period of exclusion will be necessary to detect changes in plant species composition, and additional studies are necessary to develop a suitable pasture management strategy in order to maintain the stability of these ecosystems.

Key words: Canary Islands; pCCA; Grazing exclusion; Pastures; Richness; Species composition; Soil nutrients.

Nomenclature: Canary Islands checklist of wild species (Acebes *et al.*, 2004).

Introduction

Pastures have been used by farmers throughout the world during long time, and this traditional livestock grazing has played an important role in configuring their structure and specific composition (Milchunas *et al.*, 1988; Crawley, 1997; Gómez-Sal, 2001). Because of these long-established grazing regimes, an appropriate grazing management is necessary for maintaining the current species composition and high diversity values of these ecosystems (Baldock *et al.*, 1994; Olf and Ritchie, 1998).

Despite the abundant studies regarding the effect of livestock herbivory on vegetation process, there is still no consensus pertaining herbivore-driven vegetation change. Researchers have documented an enhance, a weak change or even negative effects (Olf and Ritchie, 1998; Alados *et al.*, 2004; Osem *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2007) of herbivores on plant diversity and richness in Mediterranean semi-arid rangelands, and contrasting effects in soil nutrients (McIntosh *et al.*, 1997; Bakker *et al.*, 2004; Peco *et al.*, 2006).

Pastures in the Canary Islands have a recent anthropogenic origin, and they have important socioeconomic and landscape value, because they have supported traditional livestock operations and are a key element for the economy of local farmers (Mata *et al.*, 2001; Arévalo *et al.*, 2007). Canarian pastures are fragmented and of limited size (González *et al.*, 1986), but they contain a rich plant community, attributed to their history, management and dynamics (Arévalo *et al.*, 2007). These ecosystems are grazed mainly by goats, which is the most important farm animal in the Canarian Islands archipelago (Bermejo, 2003).

Pastures in Tenerife Island are highly fragmented and comprise very reduced areas (< 800 ha; < 1% of the area of Tenerife Island), due to the topography of this island (Barquín and China, 1991). These plant communities are exploited by local farmers and constitute an important

economic resource, but as it has been happening in industrialized countries, goat operations have shifted from extensive to intensive systems with the consequent abandonment of grazing areas (García Dory and Martínez, 1988; Marrero and Capote, 2001). This process is not concluded yet in the Canary Islands (Bermejo, 2003), but flocks of grazing goats are steadily decreasing.

The main objective of this study was to determine the effect of four years of the exclusion of goats from grazing on diversity, composition, species richness and soil nutrient content in pastures of the Tenerife Island, in order to predict the consequences of future abandonment of grazing land in this island. We hypothesised that grazing exclusion would reduce diversity and species richness, which could be scale dependent. A second hypothesis was that grazing exclusion would modify soil nutrient composition and specific composition of Tenerife pastures.

Material and methods

Study area

The study was conducted in the Teno Rural Park in the northwest corner of Tenerife (28°15'N 16°45'W), Canary Islands. The study site was located in the Teno plateau, a 5 km² area, 500–900 m a.s.l. with a 10 % slope. Annual precipitation reaches 450 mm but can be twice this amount if fog drip is considered (Kämmer, 1974). Rainfall is higher in winter months than summer months. The mean annual temperature is around 14 °C with minimal annual and daily fluctuations. Soils in the study site have been classified as vertisols (Rodríguez and Mora, 2000).

The vegetation types in the park are succulent coastal scrub (characteristic floristic elements are *Euphorbia balsamifera*, *Euphorbia lamarckii* and *Euphorbia canariensis*), thermophilous woodland (mainly composed of *Juniperus turbinata*, *Dracaena draco*, *Convolvulus floridus* and *Olea europaea*) (Arozena and Beltrán, 2001), evergreen laurel forest

(mainly comprised of *Laurus novocanariensis*, *Persea indica*, *Apollonias barbujana*, *Ilex canariensis*, *Prunus lusitanica* and *Viburnum tinus*), fayal-brezal forest (dominated by *Myrica faya*, *Erica arborea* and *Erica scoparia*,) and small patches of pastures (Ceballos and Ortuño, 1974). Laurel forest has been completely cleared and currently 50% of its vegetation is winter native pastures (Chinea *et al.*, 1993) which are destined for goat grazing. Invasive species are a problem in disturbed areas of the islands, however, the number and importance of invasive species in these pastures is limited only to some specific location and species as *Opuntia maxima* and *Agave americana* (Arévalo *et al.*, 2007).

The study areas have been grazed by livestock since the beginnings of XVI century (Lorenzo, 1987) and currently are used by local farmers (around 600 persons living permanently in the Teno plateau area), mainly for extensive goat production. The traditional goat production system is mixed; goats are kept in pens during the dry season, where they are offered corn grain and fodder acquired in markets. At the end of the dry season goats are turned to pastures where they are supplemented with corn grain and grass hay imported from other parts of the Teno plateau (Chinea *et al.*, 1993). Nearly 1000 goats exist in these pastures, but grazing is irregular (50–100 goats graze 1–2 days per week around the selected plots). The mean annual stocking rate is $0.21 \pm 0.18 \text{ AU ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$.

Experiment design and sampling

In October 2004 eight 10 x 10 m permanent exclosures which prevented goat from grazing, as well as corresponding control plots were established in Teno plateau. Exclosure fences were placed at 2 m of the plot to avoid edge effects. Plots were located in four blocks each of them with two control and two exclosure plots. Blocks were randomly located in each site (generating random numbers with a computer and standardizing these values to UTM coordinates). The four blocks were under similar

management (goat grazing), stocking rates and environmental characteristics. Altitude ranged between 600 and 800 m a.s.l.

Since the scale of study plays a key role in ecological researches (Wiens, 1989), our vegetation study was done on different sampling surfaces. We recorded the presence of all vascular plant species within a nested series of square quadrats within each corner following the method of Peet *et al.*, 1998. The areas of quadrats were 0.01 m², 0.1 m², 1 m², and 10 m². We also recorded the presence of any new plant species in the rest of the 100 m² plot. We then estimated the percent cover of each plant species (in the 100 m² plot) using a 10-point scale: 1: traces, 2: <1% of cover in the plot, 3: 1–2%, 4: 2–5%, 5: 5–10%, 6: 10–25%, 7: 25–50%, 8: 50–75%, 9: >75%, 10: 100%. We recorded environmental characteristics of the plots: latitude, longitude, altitude and the percent cover of rocks, bare ground, fine litter and graminoids, herbaceous and shrub species (Table 1).

Table 1: Characteristics of plots. Percent cover are mean values of four years.

Plot	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Cover (%)					
				Grasses	Forbs	Shrubs	Rocks	Bare soil	Litter
1C	28°21'45"	16°52'98"	645	37.5	37.5	17.0	17.5	8.7	4.2
2C	28°21'47"	16°52'99"	645	36.2	35.0	17.5	6.5	20.0	10.0
3C	28°21'54"	16°53'05"	630	45.0	29.0	16.7	11.2	10.5	6.2
4C	28°21'51"	16°53'09"	630	53.7	16.2	3.5	10.5	3.0	0.5
5C	28°19'97"	16°52'57"	800	53.7	16.2	3.5	13.0	2.0	2.2
6C	28°19'99"	16°52'58"	800	70.0	26.2	11.2	21.2	6.2	6.7
7C	28°21'31"	16°53'30"	640	50.0	8.7	6.7	10.0	26.2	6.0
8C	28°21'31"	16°53'31"	640	77.5	9.7	8.2	4.7	4.5	5.5
1E	28°21'46"	16°52'99"	645	52.5	25.0	30.0	5.0	6.0	2.7
2E	28°21'46"	16°52'99"	645	38.7	27.5	17.5	8.7	10.0	11.2
3E	28°21'53"	16°53'06"	630	57.2	33.2	19.0	10.0	11.2	9.2
4E	28°21'51"	16°53'08"	630	75.0	11.2	1.7	9.5	7.5	3.7
5E	28°19'98"	16°52'58"	800	65.0	22.5	11.2	5.2	2.0	4.0
6E	28°19'98"	16°52'59"	800	63.7	29.0	34.2	21.7	1.2	2.5
7E	28°21'29"	16°53'32"	640	63.7	12.5	17.0	5.2	3.5	3.0
8E	28°21'30"	16°53'31"	640	47.5	25.0	8.2	5.5	18.0	3.2

Soil samples were collected at 0–10 cm depth and at 30 cm from the outside of each plot corner (to avoid perturbation of the plot). We made a mixed soil samples of each plot and determined pH, Olsen P (mg kg⁻¹), percentage of organic matter (%OM), available cations in meq 100⁻¹ g (Na⁺,

K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺). Standard methods of soil analysis were used (Anon, 1986; AOAC, 1990).

The plots were sampled during the flowering season (March–April; China *et al.*, 1993) during 4 years (2005-2008), to assess richness, diversity, species composition and soil chemical properties.

Statistical analysis

Because ordination techniques can help to explain community variation in species composition (Gauch, 1982), we used these tools to evaluate trends in plant species composition in space and time (Franklin *et al.*, 1993; ter Braak and Šmilauer, 1998; Arévalo *et al.*, 1999).

We used the direct gradient analysis technique of CCA (Canonical Correspondence Analysis) in CANOCO (ter Braak and Šmilauer, 1998) to examine how species composition of plots changed as a function of soil variables: pH, %OM, P, Na⁺, K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺. This CCA analysis is based on the presence of plant species. We used a forward selection procedure to remove variables that did not explain a significant portion of the variability indicated by the analysis with a Monte Carlo permutation test (500 iterations for a $P < 0.05$) in CANOCO (pCCA, partial Canonical Correspondence Analysis). The environmental variables considered were the soil nutrients indicated above. We used altitude of blocks and year as covariables, because a previous Detrended Correspondence Analysis (DCA) (Hill and Gauch, 1980) showed that they are the principal sources of variation for specific composition of our pastures and we wanted to remove these variability to isolate grazing exclusion effect. We used a Monte Carlo permutation test (500 iterations for a $P < 0.05$) to evaluate the significance of the first and second ordination axes (using plot scores on the first axis as covariables).

Wilcoxon test (SPSS statistical package; SPSS, 1986; for $n = 8$ and $P < 0.05$) was used to detect differences in richness (measured as species

number), Brillouin index of diversity (Magurran, 2004) and soil variables among the plots, due to grazing exclusion in the different sampling years. We used Holm's (1979) correction at $P < 0.05$ to account for any spurious inflation of Type I errors due to repetitive Wilcoxon test analyses.

Ordination analyses were done using CANOCO (ter Braak and Šmilauer, 1998). The Brillouin index of diversity was determined with the Species Diversity and Richness III statistical package (Henderson and Seaby, 2004).

Results

A total of 140 plant taxa (128 native, 12 exotic) were identified across the study area during the 4 years of monitoring. The higher importance values (>80%, calculated as percentage of occurrence of a species in the eight plots during the 4 years of recordings) were for: *Phalaris coerulescens*, *Sonchus oleraceus*, *Stachys arvensis*, *Galactites tomentosa*, *Anagallis arvensis*, *Briza maxima*, *Trifolium angustifolium*, *Phagnalon saxatile*, *Medicago polymorpha*, *Silene gallica*, *Brachypodium distachyon* and *Trifolium scabrum*. Half of plant species recorded had <20% occurrence and a quarter of the species appeared only 1 or 3 times throughout the study (Appendix). The dominant life form was therophytes which represented 65% of the total number of species.

The pCCA revealed some gradients along the plots. Only the variables %OM, Na⁺ and Mg²⁺ were significant in the determination of the gradient of plots. In the bidimensional biplot reported by the pCCA, the axis I showed a gradient from blocks 1 to 4, with blocks 1 and 2 left to the gradient, block 3 along the entire gradient and block 4, right to the gradient (Fig. 1). This gradient went from low to high values of %OM and Na⁺, which implies a change from species like *Trifolium tomentosum*, *Sonchus acaulis*, *Lactuca serriola*, *Reichardia tingitana*, *Trifolium stellatum*, *Launaea nudicaulis*, *Erodium malacoides*, *Echium strictum* or *Stachys ocymastrum* to *Emex spinosa*, *Erodium brachycarpum*, *Tolpis laciniata*,

Umbilicus gaditanus, *Trifolium glomeratum*, *Lathyrus angulatus* or *Lamarckia aurea* (Fig. 2).

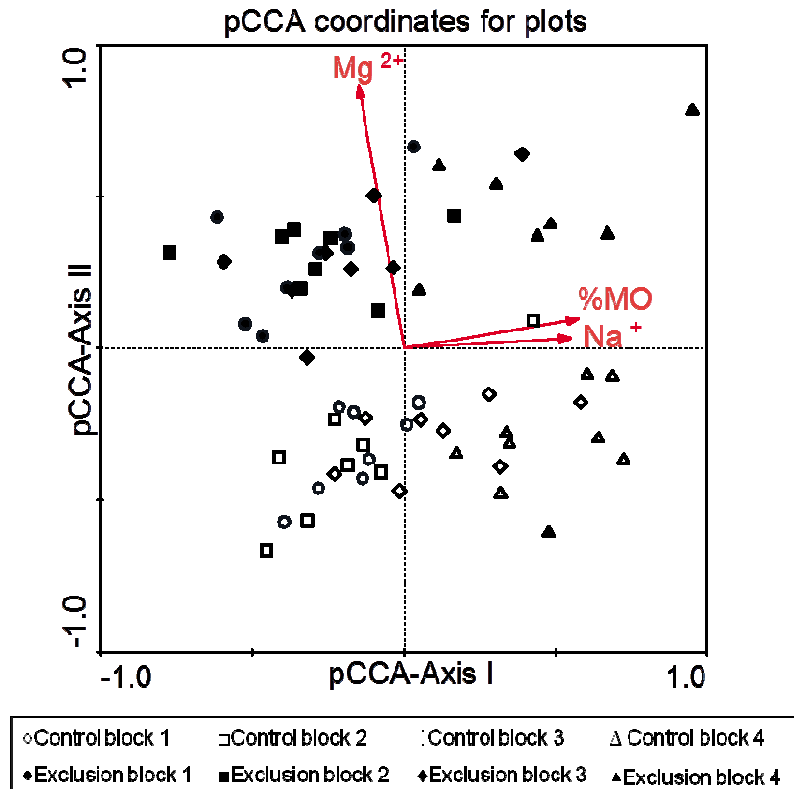


Figure 1: pCCA of the plots during different years based on species presence. Empty symbols are used for control plots while black symbols for exclusion plots. Eigenvalues of axes I and II are 0.076 and 0.037, respectively (6.9 % of the total inertia). Total inertia of the analysis was 1.628 (being 0.132 for the constrained analysis to the environmental variables).

pCCA axis II revealed a pattern of species distribution associated with removal of grazing (Fig. 1). This gradient is explained by Mg^{2+} content. There is a gradient of species from plants like *Emex spinosa*, *Erodium brachycarpum*, *Fumaria parviflora*, *Cichorium endivia*, *Trifolium tomentosum*, *Sonchus acaulis*, *Lactuca serriola*, *Erodium malacoides*, *Sonchus radicans*, *Drusa glandulosa*, *Bromus rubens* or *Oxalis pes-caprae* to *Erodium chium*, *Stachys ocymastrum*, *Briza minor*, *Tuberaria guttata*, *Medicago italica*, *Cuscuta planiflora*, *Trifolium glomeratum*, *Vicia sativa*,

Table 2: Wilcoxon tests for diversity values (Brillouin index) between treatments (control/exclusion) every year. Holm's correction indicates there are not significant differences between treatments at $P > 0.05$.

	0,01 m ²		0,1 m ²		1 m ²		10 m ²		100 m ²	
	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
2005	-0.65	0.52	-0.85	0.39	-0.85	0.39	-0.97	0.33	-1.35	0.18
2006	-0.70	0.48	-2.02	0.04	-2.02	0.04	-1.07	0.28	0.00	1.00
2007	-0.06	0.95	-0.38	0.71	-0.38	0.71	-1.00	0.32	-0.70	0.48
2008	-1.08	0.28	-0.18	0.86	-0.18	0.86	-1.06	0.29	-1.26	0.21

Table 3: Wilcoxon tests for richness values (number of species) between treatments (control/exclusion) every year. Holm's correction indicates that there are not significant differences between treatments at $P > 0.05$.

	0,01 m ²		0,1 m ²		1 m ²		10 m ²		100 m ²	
	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
2005	-0.42	0.67	-0.19	0.85	-0.84	0.40	-1.05	0.29	-1.35	0.18
2006	-0.81	0.42	-0.74	0.46	-2.03	0.04	-1.04	0.30	0.00	1.00
2007	-0.31	0.76	-0.76	0.44	-0.37	0.71	-0.82	0.41	-0.63	0.53
2008	-0.85	0.40	-0.99	0.32	-0.43	0.66	-0.95	0.34	-0.99	0.32

Table 4: Wilcoxon tests for soil parameters between treatments (control/ exclusion) every year. Holm's correction indicates that there are not significant differences between treatments at $P > 0.05$.

Variables		2005	2006	2007	2008
pH	Z	-2	-1.29	-2.54	-1.42
	P	0.05	0.2	0.01	0.16
	Mean	6.69	6.58	6.61	6.45
%MO	Z	-1.27	-1.86	-0.07	-1.26
	P	0.2	0.06	0.94	0.21
	Mean	2.00	2.03	2.63	3.18
P	Z	-1.53	-1.36	-0.76	-2.05
	P	0.13	0.17	0.45	0.04
	Mean	14.75	17.25	14.00	13.00
Ca ²⁺	Z	-0.34	-0.34	-0.35	-0.68
	P	0.73	0.73	0.73	0.5
	Mean	11.51	11.31	11.96	13.28
Mg ²⁺	Z	-0.08	-0.21	-0.56	-0.84
	P	0.93	0.83	0.57	0.4
	Mean	14.01	13.96	13.93	12.44
K ⁺	Z	-0.38	-1.16	-0.74	-0.68
	P	0.71	0.25	0.46	0.5
	Mean	0.88	1.01	1.12	3.13
Na ⁺	Z	-0.14	-1.06	-1.4	-2.06
	P	0.89	0.29	0.16	0.04
	Mean	2.30	2.29	2.59	3.13

Discussion

Contrary to our hypothesis, four years of removal of goat grazing did not decrease vascular plants richness and diversity in Teno pastures. These results could be attributed mainly to the fact that these pastures have had low and irregular grazing pressure (China *et al.*, 1993), which had had weak or null effect on species richness and diversity (Noy-Meir *et al.*, 1989; Milchunas and Lauenroth, 1993). Additionally, the climatic variability of the study area (Arévalo *et al.*, 2007) markedly affects the annual plant communities' floristic composition (Figueroa and Davy, 1991; Espigares and Peco, 1995; Peco *et al.*, 1998) and consequently apparently masked the annual grazing effects (Ellis and Swift, 1988; Biondini *et al.*, 1998; Gillen and Sims, 2004).

Other authors have found that livestock grazing effects on diversity and richness vary according to the sampling surface studied (Olf and Ritchie, 1998; Dupré and Diekman, 2001; de Bello *et al.*, 2007), which highlight the necessity for multiscale approaches to understand grazing effects on plant communities (Fuhlendorf and Smeins, 1999). We did not find differences in these variables between grazed and ungrazed plots at any of the scales studied. These results could be attributed to the same reasons explained above.

In the plant communities studied the removal of grazing did not consistently affect species richness or diversity, but a species turnover was noticed. These results are consistent with those found by Peco *et al.* (2006) in a long-term removal of grazing study. Changes observed in the floristic composition were related to higher soil magnesium content in the enclosure plots, which shows how grazing management could affect ecosystem function through impacts on soil condition (Liebig *et al.*, 2006). The decrease of soil magnesium content in response to grazing pressure has been reported by Cayley *et al.* (2002) and Fornara and du Toit (2008). The fall of soil magnesium content appear to be related with the acceleration effects of

large mammals urine deposition and soil removal on nutrient leaching (Sakadevan *et al.*, 1993; Mohr *et al.*, 2005). Although the impact of livestock grazing on soil nutrient content is controversial (Milchunas and Lauenroth, 1993; Franzluebbers and Stuedemann, 2003; Bakker *et al.*, 2004), there is no doubt that these changes could have an effect on grassland and pasture structure and floristic composition (Crawley, 1997; Proulux and Mazumder, 1998).

Although changes of the specific plant composition in response to goat grazing exclusion appear to be related with changes in soil magnesium content, we did not find differences between treatments in this or any of the other soil variables analysed. Arévalo *et al.* (2007) did not find either change in soil pH, %OM, Na⁺, K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ in response to increased goat grazing pressure in these pastures after 1990. However, these authors found an increase in soil phosphorus content in its tenth year of study and, related with our study, a small scale changes in species richness. Therefore, although we did not find a consistent change in species diversity or richness, we could expect future changes in these variables in response to a decrease in soil phosphorus content due to removal of grazing. The observed soil magnesium content related to species changes together with the result of these authors lead us to expect future changes in the specific composition, richness and diversity of this plant community, in response to changes in soil chemical properties, derived from removal of goat grazing.

Soil magnesium levels have been positively related to plant invasion of some plants communities (Howard *et al.*, 2004; Von Holle and Motzkin, 2007). Tenerife pastures are considered perturbed and degraded (González *et al.*, 1986), but most of the plant species found in this study (128 from 140) were native or endemic of the Canary Islands. Moreover, five out of the twelve exotic species (*Fumaria parviflora*, *Cichorium endivia*, *Rumex acetosella*, *Oxalis pes-caprae* and *Conyza bonariensis*) appeared only in the enclosure plots, while one appeared exclusively in control plots (*Linum*

bienne). The other six exotic plants appeared in both treatments (*Raphanus raphanistrum*, *Bidens pilosa*, *Opuntia maxima*, *Leontodon taraxacoides*, *Rumex pulcher* and *Scorpiurus muricatus*). Disturbances favour alien plant invasions (Hobbs and Huenneke, 1992), and it has been demonstrated that, in grasslands with short history of grazing, this could result in extinction of local plant species and an increment of invader species (Milchunas *et al.*, 1988; Dorrough *et al.*, 2004). However, even though changes in species composition in the study site were moderate, we view goat grazing not as a perturbation factor, but as an intrinsic factor of this ecosystem that keeps species composition and richness (Riggs *et al.*, 1990; Mosley and Roselle, 2006).

Tenerife pastures have high diversity and species richness values, and are dominated by herbaceous vegetation, mainly annuals, which are also features of Mediterranean pastures (Pineda *et al.*, 1981). Tenerife's pastures have a much more recent origin than Mediterranean grasslands, but plant species in common, and the results of exclusion of goat grazing found in this study point toward a beneficial role of goat grazing for maintenance of Mediterranean pastures (Perevolotsky and Seligman, 1998); thus, moderate goat grazing seems fundamental for conservation of these ecosystems. Although the effect of removal of goat grazing was weak, we consider that permanent removal of grazing could bring about important changes in specific composition and soil fertility of these ecosystems. Because Tenerife's pastures have an important value as a landscape and from the socioeconomic point of view, we consider necessary to carry out additional studies in these ecosystems, in order to broaden our knowledge on the consequences of lack of goat grazing and to develop an adequate pasture management plan to maintain the attributes of these ecosystems.

Acknowledgments

Authors thank financial support by the University of La Laguna (through the ULL-Research Support Program) and the Spanish Ministry of

Science and Innovation (project CGL2006-06471 and FPU scholarship for Silvia Fernández Lugo). Thanks to the fine staff of the Parque Rural de Teno, Concejalía de Cultura y Medio Ambiente del Ayuntamiento de Buenavista and Cabildo de Tenerife for the use of their facilities and support of the project. We are grateful to the students of the Ecology Department (University of La Laguna) for their help in the fieldwork. We thank the valuable comments and edition of the Editor and three anonymous reviewers that highly increase the quality of the manuscript.

References

- Acebes, J.R., del Arco, M., García, A., León, M.C., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Wildpret, W., Martín, V.E., Marrero, M.C. and Rodríguez, L., 2004. Pteridophyta, Spermatophyta. In: Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N., and Arechavaleta M. (eds.), Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, pp. 96-143.
- Alados, C., ElAich, A., Papapnastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D. and Cabezudo, B., 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180, 523-535.
- Anon. 1986. *Métodos Oficiales de Análisis* (vol. I). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- AOAC. 1990. *Official Methods of Analysis of the Association of Official Analytical Chemist*. 15th Ed. Arlington, Virginia.
- Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. and Palmer, M.W., 1999. Tree regeneration and future dynamics of the laurel forest on Tenerife, Canary Islands. *Journal of Vegetation Science* 10, 861-868.
- Arévalo, J.R., China, E. and Barquín, E., 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 128, 291-296.
- Arozena, M.E. and Beltrán, E. 2001. Los paisajes vegetales. In: Fernández-Palacios, J. M. & Martín, J. L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Publicaciones Turquesa S.L. España. pp. 95-102.
- Baldock, D., Beaufoy, G. and Clark, J., 1994. *The Nature of Farming—Low Intensity Farming Systems in Nine European Countries*. Institute for Environmental Policy, London.

- Bakker, E.S., Olf, H., Boekhoff, M., Gleichman, J.M. and Berendse, F., 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138, 91-101.
- Barquín, E. and China, E., 1991. The Teno plateau, Tenerife (Canary Islands), a study of this singular ecosystem, traditionally managed. In: Proceedings of the XXXI reunión científica de la SEEP, Murcia, pp. 384-388.
- Bermejo, L.A., 2003. Conservación de los recursos genéticos caprinos en los espacios protegidos de Canarias: impacto social y ambiental. Mata, J. and Delgado, J.V. (dir.). Doctoral Thesis. Universidad de Córdoba, Departamento de Genética.
- Biondini, M.E., Patton, B.D. and Nyren, P.E., 1998. Grazing Intensity and Ecosystem Processes in a Northern Mixed-Grass Prairie, USA. *Ecological Applications* 8, 469-479.
- Cayley, J.W.D., McCaskill, M.R. and Kearney, G.A., 2002. Available phosphorus, sulfur, potassium, and other cations in a long-term grazing experiment in south-western Victoria. *Australian Journal of Agricultural Research* 53, 1349-1360.
- Ceballos, L. and Ortuño, F., 1974. Forest Flowers and Vegetation of the Canary Islands. 2nd ed., Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife.
- China, E., Barquín, E. and Salcedo, G., 1993. The Teno prairie. Soils, vegetation, production, quality and management. In: Proceedings of the XXXIII, reunión científica de la SEEP, Ciudad Real, pp. 285-291.
- Crawley, M.J., 1997. Plant-herbivore dynamics. In: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford, pp. 401-474.
- de Bello, F., Lepš, J. and Sebastià, M.T., 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18, 25-34.
- Dorrough, J., Ash, J. and McIntyre, S., 2004. Plant responses to livestock grazing frequency in an Australian temperate grassland. *Ecography* 27, 798-810.
- Dupré, C. and Diekmann, M., 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grassland in southern of Sweden. *Ecography* 24, 275-286.
- Ellis, J.E. and Swift, D.M., 1988. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management* 41, 450-459.
- Espigares, T. and Peco, P., 1995. Mediterranean Annual Pasture Dynamics: Impact of Autumn Drought. *The Journal of Ecology* 83, 135-142.
- Figuerola, M.D. and Davy, J.A., 1991. Response of Mediterranean Grassland Species to Changing Rainfall. *The Journal of Ecology* 79, 925-941.

- Fornara, D.A. and du Toit, J.T., 2008. Community-level interactions between ungulate browsers and woody plants in an African savanna dominated by palatable-spinescent *Acacia* trees. *Journal of Arid Environments* 72, 534-545.
- Franklin, S.B., Robertson, P.A., Fralish, J.S. and Kettler, S.M., 1993. Overstory vegetation and successional trends of Land Between The Lakes, USA. *Journal of Vegetation Science* 4, 509-520.
- Franzluebbers, A.J. and Stuedemann, J.A., 2003. Impact of cattle and forage management on soil surface properties in the southern Piedmont, USA. In: *Proceedings of the Sod-Based Cropping Systems Conference*, North Florida Research and Education Center, Quincy, University of Florida, Gainesville, pp. 71–80.
- Fuhlendorf, S.D. and Smeins, F.E., 1999. Scaling effects of grazing in a semiarid grassland. *Journal of Vegetation Science* 10, 731-738.
- García Dory, M.A. and Martínez, S., 1988. *La ganadería en España. ¿Desarrollo integrado o dependencia?*. Alianza editorial. España.
- Gauch, H.G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gillen, R.L. and Sims, P.L., 2004. Stocking rate, precipitation and herbage production on sand sagebrush-grassland. *Journal of Range Management* 55, 148-152.
- Gómez-Sal, A., 2001. The ecological rationale and nature conservation value of extensive livestock systems in the Iberian Peninsula. In: Bunce, R.G.H., Pérez-Soba, M., Elbersen, B.S., Prados, M.J., Andersen, E., Bell, M. and Smeets, P.J.A.M. (eds.), *Examples of European agri-environment schemes and livestock systems and their influence on Spanish cultural landscapes*. Alterra-rapport 309, Wageningen, Holland, pp 103-121.
- González, M.N., Rodrigo, J.D. and Suárez, C., 1986. *Flora y vegetación del archipiélago canario*. Edirca S.L., Las Palmas de Gran Canaria.
- Henderson P.A. and Seaby R.M.H., 2004. *Species Diversity and Richness*, version 3.03. Pisces Conservation Ltd., Lymington, UK.
- Hill, M.O. and Gauch, H.G., 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.
- Hobbs, R.J., and Huenneke, L.F., 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6, 324-337.
- Holm, S., 1979. A simple sequentially repetitive multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6, 65–70.
- Howard, T.G., Gurevitch, J., Hyatt, L., Carreiro, M., Lerda, M., 2004. Forest invasibility in communities in southeastern New York. *Biological Invasions* 6, 393-410.

- Kämmer, F., 1974. Klima und Vegetation auf Tenerife, Besonders in Hinblick auf Den Nebelniederschlag. *Scripta Geobotanica* 7, 1–78.
- Liebig, M.A., Gross, J.R., Kronberg, S.L., Hanson, J.D., Frank, A.B. and Phillips, R.L., 2006. Soil response to long-term grazing in the northern Great Plains of North America. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 115, 270-276.
- Lorenzo, M.J., 1987. Estampas etnográficas de Teno Alto. Ayuntamiento de Buenavista. Tenerife.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publication. Massachusetts.
- Marrero, A. and Capote, J., 2001. La agricultura. In: Fernández-Palacios, J.M. and Martín, J.L. (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Publicaciones Turquesa S.L. España. pp. 263-268.
- Mata, J., Bermejo, L.A. and Camacho, A., 2001. Uso ganadero del territorio en Canarias: Parque Rural de Anaga. In: Mata, J., Bermejo, L. A. and Camacho (eds.). Tenerife.
- McIntosh, P.D., Allen, R.B. and Scott, N., 1997. Effects of enclosure management on biomass and soil nutrient pools in seasonally dry high country, New Zealand. *Journal of Environmental Management* 52, 169-186.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L.W. and Topp, W., 2005. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 693-700.
- Milchunas, D.G. and Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63, 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. and Lauenroth, W.K., 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grasslands community structure. *The American Naturalist* 132, 87-106.
- Mosley, J.C. and Roselle, L., 2006. Targeted livestock grazing to suppress invasive annual grasses. In: Launchbaugh, K. and Walker, J. (eds.), *Targeted grazing: a natural approach to vegetation management and landscape enhancement*. American Sheep Industry Association (ASI). pp. 67-76.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. and Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean grasslands plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77, 290-310.
- Olf, H. and Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 261-265.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. and Kigel, J., 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a

- Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92, 297-309.
- Peco, B., Espigares, T. and Levassor, C., 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean pastures. *Applied Vegetation Science* 1, 21-28.
- Peco, B., Sánchez, A.M. and Azcárate, F.M., 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 113, 284-294.
- Peet, R. Wentworth, T.R. and White, P.S. 1998. A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. *Castanea* 63, 262-274.
- Perevolotsky, A. and Seligman, N.G., 1998. Role of Grazing in Mediterranean Rangeland Ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48, 1007-1017.
- Pineda, F.D., Nicolás, J.P., Ruiz, M., Peco, B. and Bernáldez, F.C., 1981. Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la péninsule ibérique. *Vegetatio* 47, 267-277.
- Proulux, M. and Mazumder, A., 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystem. *Ecology* 79, 2581-2592.
- Riggs, R.A., Urness, P.J. and González, K.A., 1990. Effect of domestic goat on deer wintering in Utah oakbush. *Journal of Range Management* 43, 229-234.
- Rodríguez, A. and Mora, J.L., 2000. El Suelo. In: Morales, G. and Pérez, R. (Eds.), *Gran Atlas Temático de Canarias*. Ed. Interinsular Canarias. S/C de Tenerife, pp. 107-120.
- Sakadevan, K., Mackay, A.D. and Hedley, M.J., 1993. Influence of sheep excreta on pasture uptake and leaching losses of sulfur, nitrogen and potassium from grazed pastures. *Australian Journal of Soil Research* 31, 151-162.
- SPSS. 1986. *SPSS/PC+ V.6.0. Base manual*. SPSS Inc., Chicago, IL.
- ter Braak, C.J.F. and Šmilauer, P., 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power.
- Von Holle, B. and Motzkin, G., 2007. Historical land use and environmental determinants of nonnative plant distribution in coastal southern New England. *Biological conservation* 136, 33-43.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3, 385-397.

Appendix: Plant species recorded during this study (four years) ranked by their importance value (IV—calculated as their percentage out of the total plants in all sampled plots). Nomenclature follows Acebes *et al.* (2004).

Species	Code	IV	Species	Code	IV
<i>Phalaris coerulescens</i>	phco	100	<i>Papaver rhoeas</i>	parh	40.63
<i>Sonchus oleraceus</i>	sool	100	<i>Petrorhagia nanteuilii</i>	pena	40.63
<i>Stachys arvensis</i>	star	100	<i>Vulpia myurus</i>	vumy	40.63
<i>Galactites tomentosa</i>	gato	98.44	<i>Galium parisiense</i>	gapa	39.06
<i>Anagallis arvensis</i>	anar	96.88	<i>Logfia gallica</i>	loga	39.06
<i>Briza maxima</i>	brma	95.31	<i>Catapodium rigidum</i>	cari	37.5
<i>Trifolium angustifolium</i>	tran	95.31	<i>Echium plantagineum</i>	ecpl	37.5
<i>Phagnalon saxatile</i>	phsa	92.19	<i>Sideritis brevicaulis</i>	sibr	37.5
<i>Medicago polymorpha</i>	mepo	90.63	<i>Pericallis echinata</i>	peec	35.94
<i>Silene gallica</i>	sig	85.94	<i>Tolpis barbata</i>	toba	34.38
<i>Brachypodium distachyon</i>	brdi	84.38	<i>Campanula erinus</i>	caer	32.81
<i>Trifolium scabrum</i>	trsc	81.25	<i>Trisetum paniceum</i>	trpa	31.25
<i>Bituminaria bituminosa</i>	bibi	76.56	<i>Vicia disperma</i>	vidi	31.25
<i>Bromus hordeaceus</i>	brho	76.56	<i>Plantago lagopus</i>	plla	29.69
<i>Andryala pinnatifida</i>	anpi	75	<i>Rumex pulcher</i>	rupu	29.69
<i>Lobularia canariensis</i>	lobca	75	<i>Lotus sessilifolius</i>	lotse	28.13
<i>Romulea columnae</i>	roco	75	<i>Senecio vulgaris</i>	sevu	28.13
<i>Sonchus asper</i>	soas	75	<i>Sherardia arvensis</i>	shar	28.13
<i>Trifolium subterraneum</i>	trsu	73.44	<i>Artemisia thuscula</i>	arth	26.56
<i>Pallenis spinosa</i>	pasp	71.88	<i>Descurainia millefolia</i>	demi	26.56
<i>Avena barbata</i>	avba	70.31	<i>Silene vulgaris</i>	sivu	26.56
<i>Calendula arvensis</i>	caar	70.31	<i>Convolvulus sicutus</i>	cosi	25
<i>Echium aculeatum</i>	ecac	70.31	<i>Erodium botrys</i>	erbo	25
<i>Trifolium campestre</i>	trca	70.31	<i>Foeniculum vulgare</i>	fovu	25
<i>Leontodon taraxacoides</i>	leta	68.75	<i>Helminthotheca echioides</i>	heec	25
<i>Asphodelus ramosus</i>	asra	67.19	<i>Medicago minima</i>	memi	25
<i>Drimia maritima</i>	drma	67.19	<i>Sanguisorba megacarpa</i>	same	25
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	pote	67.19	<i>Gladiolus italicus</i>	glit	23.44
<i>Misopates orontium</i>	mior	64.06	<i>Rumex bucephalophorus</i>	rubu	23.44
<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	herh	62.5	<i>Allium roseum</i>	alro	21.88
<i>Micromeria varia</i>	miva	62.5	<i>Medicago truncatula</i>	metr	21.88
<i>Vicia lutea</i>	vilu	62.5	<i>Opuntia maxima</i>	opma	21.88
<i>Bromus rigidus</i>	brri	53.13	<i>Raphanus raphanistrum</i>	rara	21.88
<i>Cerastium glomeratum</i>	cegl	53.13	<i>Trifolium arvense</i>	trar	21.88
<i>Arisarum simorrhinum</i>	arsi	51.56	<i>Aristida adscensionis</i>	arad	20.31
<i>Hirschfeldia incana</i>	hiin	50	<i>Fumaria bastardii</i>	fuba	20.31
<i>Urospermum picroides</i>	urpi	50	<i>Reichardia ligulata</i>	reli	20.31
<i>Avena sterilis</i>	avst	45.31	<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	walo	20.31
<i>Polycarpaea divaricata</i>	pod	45.31	<i>Torilis arvensis</i>	toar	18.75
<i>Sedum rubens</i>	seru	45.31	<i>Vicia hirsute</i>	vihi	18.75
<i>Lathyrus sphaericus</i>	lasp	43.75	<i>Erodium cicutarium</i>	erci	17.19
<i>Monanthes laxiflora</i>	mola	43.75	<i>Bidens pilosa</i>	bipi	12.5
<i>Scorpiurus muricatus</i>	scmu	43.75	<i>Galium verrucosum</i>	gave	12.5
<i>Tragopogon porrifolius</i>	trpo	43.75	<i>Ononis Hesperia</i>	onhe	12.5

Species	Code	IV	Species	Code	IV
<i>Vicia pubescens</i>	<i>vipu</i>	12.5	<i>Galium aparine</i>	<i>gaap</i>	4.69
<i>Cynosurus echinatus</i>	<i>cyec</i>	10.94	<i>Lathyrus angulatus</i>	<i>laan</i>	4.69
<i>Filago pyramidata</i>	<i>fipy</i>	10.94	<i>Launaea nudicaulis</i>	<i>lanu</i>	4.69
<i>Kleinia neriifolia</i>	<i>klne</i>	10.94	<i>Sonchus radicans</i>	<i>sora</i>	4.69
<i>Lamarckia aurea</i>	<i>laar</i>	10.94	<i>Trifolium stellatum</i>	<i>trst</i>	4.69
<i>Echium strictum</i>	<i>ecst</i>	9.38	<i>Vicia parviflora</i>	<i>vipa</i>	4.69
<i>Hyparrhenia hirta</i>	<i>hyhi</i>	9.38	<i>Argyranthemum coronopifolium</i>	<i>arco</i>	3.13
<i>Linum strictum</i>	<i>list</i>	9.38	<i>Beta macrocarpa</i>	<i>bema</i>	3.13
<i>Cuscuta planiflora</i>	<i>cupl</i>	7.81	<i>Cichorium endivia</i>	<i>cien</i>	3.13
<i>Rumex acetosella</i>	<i>ruac</i>	7.81	<i>Geranium dissectum</i>	<i>gedi</i>	3.13
<i>Umbilicus gaditanus</i>	<i>umga</i>	7.81	<i>Lactuca serriola</i>	<i>lase</i>	3.13
<i>Aeonium urbicum</i>	<i>aeur</i>	6.25	<i>Linum bienne</i>	<i>libi</i>	3.13
<i>Bromus rubens</i>	<i>brru</i>	6.25	<i>Sonchus acaulis</i>	<i>soac</i>	3.13
<i>Carex divulsa</i>	<i>cadi</i>	6.25	<i>Spergula arvensis</i>	<i>spar</i>	3.13
<i>Cistus monspeliensis</i>	<i>cimo</i>	6.25	<i>Stachys ocymastrum</i>	<i>stoc</i>	3.13
<i>Hordeum murinum</i>	<i>homu</i>	6.25	<i>Trifolium glomeratum</i>	<i>trgl</i>	3.13
<i>Oxalis pes-caprae</i>	<i>oxpe</i>	6.25	<i>Trifolium tomentosum</i>	<i>trto</i>	3.13
<i>Scandix pecten-veneris</i>	<i>scpa</i>	6.25	<i>Briza minor</i>	<i>brmi</i>	1.56
<i>Stipa capensis</i>	<i>stca</i>	6.25	<i>Emex spinosa</i>	<i>emsp</i>	1.56
<i>Tolpis laciniata</i>	<i>tola</i>	6.25	<i>Erodium chium</i>	<i>erch</i>	1.56
<i>Trifolium striatum</i>	<i>trist</i>	6.25	<i>Erodium malacoides</i>	<i>erma</i>	1.56
<i>Vicia sativa</i>	<i>visa</i>	6.25	<i>Fumaria parviflora</i>	<i>fupa</i>	1.56
<i>Ceropegia fusca</i>	<i>cefu</i>	4.69	<i>Medicago italica</i>	<i>meit</i>	1.56
<i>Conyza bonariensis</i>	<i>cobo</i>	4.69	<i>Reichardia tingitana</i>	<i>reti</i>	1.56
<i>Drusa glandulosa</i>	<i>drgl</i>	4.69	<i>Tuberaria guttata</i>	<i>tugu</i>	1.56
<i>Erodium brachycarpum</i>	<i>erbr</i>	4.69			

II. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5 year study in Tenerife pastures (Canary Islands)

Fernández-Lugo, S.¹, de Nascimento, L.¹, Mellado, M.², Arévalo, J.R.¹

¹Island Ecology and Biogeography Group, Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUETSPC), Universidad de La Laguna (ULL), Avda. Astrofísico Francisco Sánchez s/n, 38206 La Laguna (Tenerife), Spain.

²Departamento de Nutrición Animal, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo 25315. México.

Abstract

The effect of herbivores on species richness is important for the conservation of protected areas under grazing management but research findings on this are far from consistent. The main objective of this study is to analyze how the cessation of grazing by goats affects diversity parameters at different scales over a five year period. The study was conducted in the Teno Rural Park in the northwest corner of Tenerife, Canary Islands. The studied areas have been grazed by livestock since the beginning of the 16th century and currently are used by local farmers, mainly for extensive goat production. In these areas we selected four blocks and in each block four 100 m² plots were established, two excluded from grazing (located in 12 x 12 m² exclosures) and two control plots. The analyses showed an accumulation of species in the control plots significantly higher than in exclosure plots at small scales. Power function parameters such as c and z only showed differences in function for the sampling year and not for the treatment. Although the results showed an increase in species richness due to grazing, this is very small. However, negative effects in native species richness are not detected, so we suggest the promotion of goat grazing as a way to maintain land use, cultural values and species richness in these pastures.

Key words: Canary Islands; Grazing exclusion; Pastures; Rarefaction curves; Species-area relationship.

Nomenclature: Canary Islands checklist of wild species (Acebes *et al.*, 2004).

Introduction

The maintenance of biodiversity is one of the principal goals of conservation (Olf and Ritchie 1998). Plant diversity is thought to be enhanced under low or medium grazing intensities (McNaughton 1985; Dostalek and Frantik 2008; Pei et al. 2008). Research into the effect of herbivore pressure on plant biodiversity has been confounded by the naturalness of grazing management systems (Crawley 1997), environmental conditions (Milchunas et al. 1988; Osem et al. 2004), climate gradients (de Bello et al. 2007), scale of the sampling (Canals and Sebastià 2000; Adler et al. 2005), site productivity (Austrheim and Eriksson 2001; Castro and Freitas 2009), grazing intensity (Pakeman 2004), and other factors.

Grasslands and pastures are important to humans in many parts of the world (Tracy and Sanderson 2000) and have accordingly been extensively studied for their geographical variation, species richness, ecological functioning and economic importance (Krahulec 1995). The effect of grazing management on grasslands has also been investigated but results are inconsistent. For example, some authors have found that ungulate grazing increases species richness (Perevolotsky and Seligman 1998; Grace 1999), while others report a decrease (Perelman et al. 1997). Depending on the successional stage of the grassland and pasture, environmental conditions will have a more important effect on the species composition than inter-specific relationships (Alados et al. 2004).

The relationship of species richness and the sampled area is probably one of the most consistent rules in ecology (Rosenzweig 1995; Adler 2004; Adler et al. 2005). The relationship between species richness and area is particularly important in biodiversity studies (Crawley and Harral 2001), since it helps to predict richness at larger scales (Kunin 1998; Magurran 2004). Productivity can affect the parameters of species-area curves in different way, resulting in different, even contrasting, responses of species richness (Chiarucci et al. 2006). Species area-curve is very useful when analyzing disturbances as grazing on species richness, allowing the study of the partition of spatial components of diversity (Loreau 2000). Results are contradictory (Lepš and Štursa 1989; Lande et al. 2000) and it is

necessary to analyze this aspect of diversity in different locations and situations in order to provide understanding of the impact of grazing.

Pastures in the Canary Islands are of small extent and have consequently received little research interest. However, they are one of the most species-rich plant communities of the archipelago (Arévalo et al. 2007). In Tenerife, pastures are largely restricted to the Teno peninsula and some small patches in the north of the island, usually of small extent (from a few ha. to less than 1000 ha.) and fragmented due to the topography (Barquín and China 1991).

In this study we test the following hypotheses: (1) grazing enhances plant species richness; and (2) the effects of grazing on species richness are not consistent across different spatial scales (from 0.01 m² to 100 m² in the present study). Since spatial scale plays a key role in ecological research and community assembly (Wiens 1989) and conservation (Bestelmeyer et al. 2003), the effects of goat grazing on plant species richness were investigated at different spatial scales.

Material and Methods

Study area

The study was conducted in the Teno plateau, a 5 km² area, 500–900 m a.s.l. in Teno Rural Park in the northwest corner of Tenerife (28°15'N 16°45'W), Canary Islands. Mean annual precipitation reaches 400 mm (mean value for the last eight years). Rainfall follows a Mediterranean pattern with most falling in winter (average for the period of 380 mm with a maximum of 510 mm in 2007). The mean annual temperature for the period studied was 14.5 °C with minimal annual and daily fluctuations. Soils in the study site have been classified as vertisols (Rodríguez and Mora 2000).

The main vegetation types present in the park are succulent coastal scrub (characteristic plant species are *Euphorbia balsamifera*, *E. lamarckii* and *E. canariensis*), thermophilous woodland (mainly composed of *Juniperus turbinata ssp. canariensis*, *Dracaena draco*, *Convolvulus floridus* and *Olea europaea*), evergreen laurel forest (mainly comprised of *Laurus novocanariensis*, *Persea indica*, *Apollonias barbujana*, *Ilex canariensis*, *Prunus lusitanica* and *Viburnum rigidum*), fayal-brezal forest (dominated

by *Myrica faya* and *Erica arborea*) and small patches of annual pastures (Ceballos and Ortuño 1974). Laurel forest has been largely cleared and about 50% of its original area is presently used as winter pasture (Chinae et al. 1993) for goat grazing. Invasive species such as *Opuntia maxima* and *Agave americana* are common in these pastures (Arévalo et al. 2007).

The studied areas have been grazed by livestock since the beginning of the 16th century (Lorenzo 1987) and are currently used by local farmers mainly for goat production; around 600 people are permanently living in the Teno plateau area. Traditionally, goats are kept in pens during the dry season, where they are fed with corn grain and fodder acquired in markets. At the end of the dry season goats are moved to pastures where their forage is supplemented with corn grain and grass hay imported from other parts of the Teno plateau (Chinae et al. 1993). Nearly 1000 goats are grazed in these pastures, but grazing is irregular; 50–100 goats graze 1–2 days per week around the selected plots except in the summer months (July–September) when they are supplied with corn and hay. The mean annual stocking rate is 0.21 ± 0.18 Animal Units (AU) ha⁻¹ day⁻¹.

Experiment design and sampling

In October 2004 eight 12 x 12 m² permanent exclosures were established to prevent goats from grazing. Inside each exclosure a 10 x 10 m² plot was established. A control plot of the same size was established about 2 m beyond the fence outside each exclosure.

Plots were located in four blocks, each with two control and two exclosures. Blocks were randomly located in each site, using random numbers generated with a computer and converted to UTM coordinates. The four blocks were under similar management (goat grazing), stocking rates and environmental characteristics. Altitude of the blocks ranged between 600 and 800 m a.s.l.

The presence of all vascular plant species was recorded within a nested series of square plots according to the method by Peet et al. (1998). The plot sizes were 0.01, 0.1, 1, and 10 m² repeated four times (one for each corner of the plot). We also recorded the presence of any additional plant species in the rest of the 100 m² plot. The cover percentage of each plant

species was visually estimated in the 100 m² plot using an ordinal scale: 1: trace, 2: <1% of cover in the plot, 3: 1–2%, 4: 2–5%, 5: 5–10%, 6: 10–25%, 7: 25–50%, 8: 50–75%, 9: >75%, 10: 100% (van der Maarel 1979). Latitude, longitude, altitude and the percentage cover of rocks, bare ground, fine litter, graminoids, herbaceous and shrub species, were also recorded (Table 1).

Table 1: Characteristics of the plots. Percent covers are mean values of five years.

Plot	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Cover (%)					
				Grasses	Forbs	Shrubs	Rocks	Bare soil	Litter
1C	28°21'45"	16°52'98"	645	37.5	37.5	17	17.5	8.75	4.25
2C	28°21'47"	16°52'99"	645	36.25	35	17.5	6.5	20	10
3C	28°21'54"	16°53'05"	630	45	29	16.75	11.25	10.5	6.25
4C	28°21'51"	16°53'09"	630	53.75	16.25	3.5	10.5	3	0.5
5C	28°19'97"	16°52'57"	800	53.75	16.25	3.5	13	2	2.25
6C	28°19'99"	16°52'58"	800	70	26.25	11.25	21.25	6.25	6.75
7C	28°21'31"	16°53'30"	640	50	8.75	6.75	10	26.25	6
8C	28°21'31"	16°53'31"	640	77.5	9.75	8.25	4.75	4.5	5.5
1E	28°21'46"	16°52'99"	645	52.5	25	30	5	6	2.75
2E	28°21'46"	16°52'99"	645	38.75	27.5	17.5	8.75	10	11.25
3E	28°21'53"	16°53'06"	630	57.25	33.25	19	10	11.25	9.25
4E	28°21'51"	16°53'08"	630	75	11.25	1.75	9.5	7.5	3.75
5E	28°19'98"	16°52'58"	800	65	22.5	11.25	5.25	2	4
6E	28°19'98"	16°52'59"	800	63.75	29	34.25	21.75	1.25	2.5
7E	28°21'29"	16°53'32"	640	63.75	12.5	17	5.25	3.5	3
8E	28°21'30"	16°53'31"	640	47.5	25	8.25	5.5	18	3.25

The plots were sampled in the flowering season (March–April; China et al. 1993) over 5 years (2005–2009), to assess species richness, diversity, and composition.

Statistical analysis

The Arrhenius' (1921) Power Function model was used to describe species-area relationship (SAR; Rosenzweig 1995; Scheiner 2003), according to the following formula:

$$S=cA^z$$

where S is the number of species, A the sampled area and c and z the model parameters. In this case, z is the sensitivity of the species richness to area while c is the species richness in the unit area. These constants are usually used to understand the effect of scale on biodiversity as well as for comparisons among areas to understand how environmental variability or

disturbance affects these values (Whittaker and Fernández-Palacios 2007). The goodness of fit of the power model was tested with the coefficient of determination R^2 (for a $P < 0.05$).

To test differences among z and c values among plots in function of the sampled year and treatment, we used a two factor analysis of variance (ANOVA, $n=40$, $a=2$, $P<0.05$) with the two factors being represented by treatment (control and enclosure) and year (5 levels). A post-hoc Tukey test ($P < 0.05$) was used to detect significant differences within a given year.

Rarefaction represents a powerful statistical method for calculating the expected number of species as a function of sampling effort (Magurran 2004). Sampling effort can be calculated as a number of individuals or number of units, such as quadrats. In this study, rarefaction curves were used to model the total number of species observed in each treatment over the five years of study. Effort was then quantified in terms of the number of subplots (except for 100 m², where we used the plot), and the sample-based rarefaction formula was consequently applied (Chiarucci et al. 2008). Thus, we calculated the rarefaction curve for each plot size, including all the replicated units and all the years, separating control and excluded at each of the investigated spatial scales. Consequently, we had 160 units for the 0.01, 0.1, 1 and 10 m² and 40 units for the 100 m² plots.

We then used a non-parametric Wilcoxon test (at $P < 0.05$) to compare the number of species estimated by rarefaction for control and excluded plots for a fixed number of subplots ($n = 5$) at all the spatial scales. In the case of the first four plot scales we had a total of 160 comparisons by combination, but only 40 for the last sampling scale. We compared the values of the rarefaction estimation of species with a Sign nonparametric test ($P < 0.05$). For these analyses we also used the Bonferroni multiple test correction (Legendre and Legendre 1998). Basic statistical methods followed Zar (1984) using SPSS (SPSS 1986).

Results

A total of 160 species were found in the study area through the five years of sampling (but approximately 10 were identified only with genus or family). Twenty species appeared exclusively in the control plots (including

Hyparrhenia hirta, *Stachys ocymastrum*, and *Vicia sativa*), while 18 were found only in the exclusion plots (including *Umbilicus gaditanus*, *Emex spinosa*, and some exotic species as *Conyza bonariensis*, *Cichorium endivia*, and *Oxalis pes-caprae*) (Appendix I).

The estimated power function SARs were significant for all the plots and all the investigated years ($P < 0.001$). The obtained constants, c and z of the SAR models (Appendix II), varied very little among years and treatments and did not show any significant difference for the treatment (control vs. excluded) or the interaction among the factors, year and treatment ($P > 0.05$). The sampling year showed significant differences for both the c ($F_4 = 2.885$, $P < 0.05$) and z ($F_4 = 2.708$, $P < 0.05$) parameters. However, the Tukey test did not indicate significant differences among the different years for c and only the difference between the years 2005 and 2009 was significant for z (at $P < 0.05$). The histograms of c and z are similar in the distribution values for control and exclusion (Fig. 1).

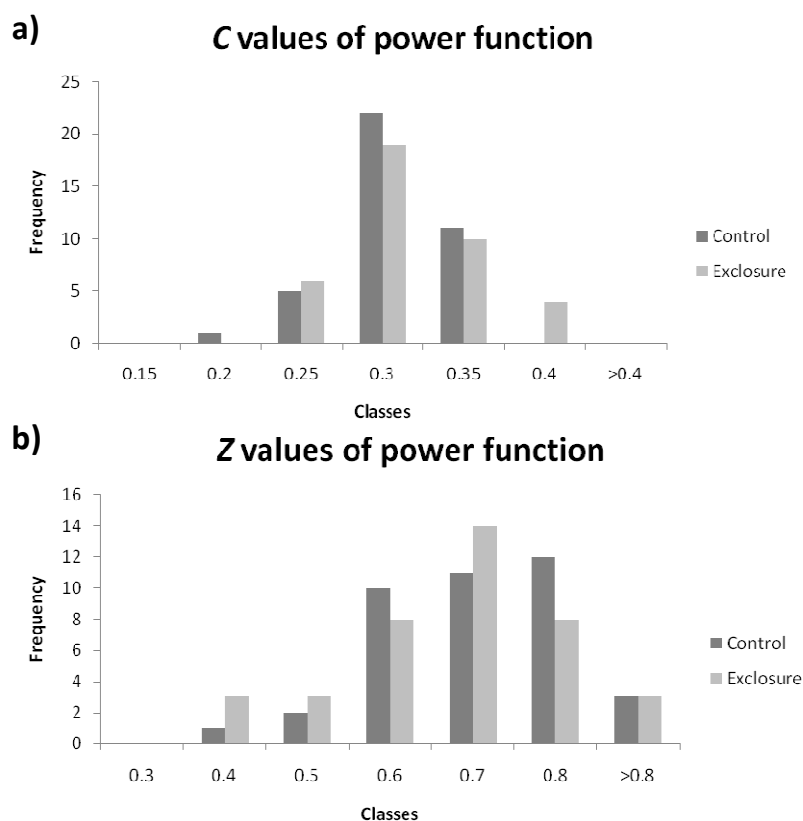


Figure 1: Histogram for the values of c (a) and z (b) provided by SAR function. The classes indicate values for these parameters c and z .

The rarefaction curves showed that the number of species observed at each spatial scale varied little between the control and treatment plots, for all sampling scales (Fig. 2). However, slight but consistent and significant differences existed ($P < 0.01$), with control plots showing a higher rarefaction curve than excluded plots at the scales of 0.01, 0.1 and 1 m². Small differences were observed at the scale of 10 m² ($P < 0.05$), with higher values of diversity for control plots until the end of the curve where the trend is reversed. The curves obtained for the 100 m² plots were not different for the control and enclosure. The Sign test showed significantly higher values of species richness in the control plots ($P < 0.01$) from the rarefaction curves of the four first plot scales.

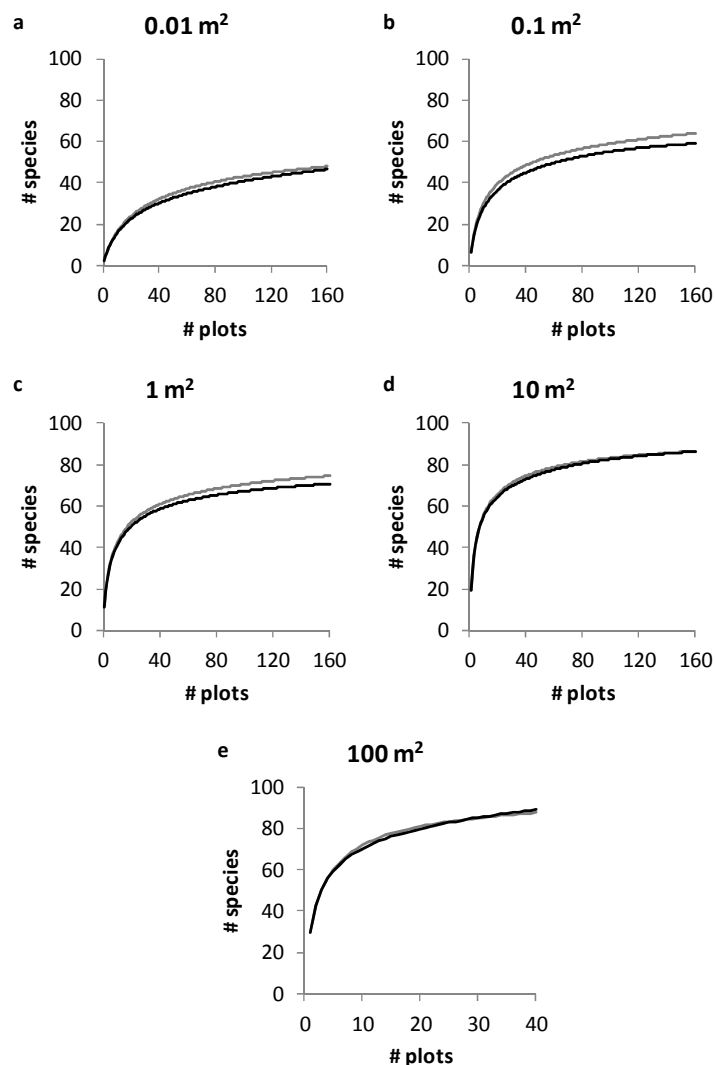


Figure 2: Rarefaction curves at different plot scales. Differences among curves are significant ($P < 0.01$) except for the 100 m² scale ($P > 0.05$) (black line for enclosure and grey line for control plots).

Discussion

Species richness in the pastures of Teno is one of the highest for all plant communities of the Canary Islands (Arévalo et al. 2007), which has been related to the history of land use in this area, which has favoured the arrival of species.

We have observed a higher importance of some exotic species in the excluded plots but not great differences between control and exclosure (Appendix I). Two common invasive species, *Oxalis pes-caprae* and *Conyza bonariensis* appeared only in the exclosure plots and a total of 12 exotic species were detected in these plots. A total of eight exotic species appeared in the control plots (Appendix I). We can expect a higher importance of exotic species in the exclosure in the short-term future, although the effects of grazing on the composition of exotic species have been considered a complex process that has produced contrasting results (Kimball and Schiffman 2003; Johnson and Cushman 2007) and it has not been one of the central points in the design of this study.

The analysis of the coefficient power functions c and z revealed that grazing management did not affect parameters of the species-area curves. However, the parameters showed significant differences depending on the year in question as a result of climatic variability (Bello et al. 2007). Previous studies measured pH, P (mg kg^{-1}), percentage of organic matter (%OM), available cations in $\text{meq } 100^{-1} \text{ g}$ (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), and concluded non-significant differences in soil characteristics among the plots during the first four years of the experiment (Fernández-Lugo et al. 2009). Long term studies (<10 years) have revealed an increase in the phosphorus concentration in soils as grazing becomes more intense (Arévalo et al. 2007).

Some studies have shown a direct relation between the c and z parameters of species-area curves, and functional aspects of plant communities, such as changes due to shrub encroachment (Rejmánek and Rosén 1992), pine afforestation (Chiarucci 1996), the successional stage of vegetation (Inouye 1998), site productivity (Chiarucci et al. 2006), wildfires (Reilly et al. 2006), and grazing intensity (Adler et al. 2005; de Bello et al.

2007). De Bello et al. (2007) showed that grazing differentially affected the z parameter in different climatic conditions of NE Spain, revealing an increase with grazing in arid areas and a decrease in moist-upland places. We did not find such impact of grazing in these parameters in our study.

Rarefaction curves showed small but significant differences between enclosure and control plots at different scales from 0.01 to 10 m². Differences in rarefaction curves indicate the accumulation of different species due to the increase of quadrats (Colwell and Coddington 1994). At smaller spatial scales this effect of grazing is more apparent (Fig. 2). These rarefaction curves suggested that inter-annual variability of species composition was higher in control plots and this may be explained by the higher temporal heterogeneity (Adler et al. 2001). In fact, one of the main effects of grazing is the generation of microhabitats due to the eating habits of goats, enhancing plant diversity thanks to direct consumption of competitively dominant plants, affecting plant competition and promoting species coexistence (Al-Mufti et al. 1977; Osem et al. 2004) due to competition for light and nutrients (Spiegelberger et al. 2006). However, these effects disappeared at scales of 100 m², where other environmental conditions became more important factor affecting species richness (Adler et al. 2005; de Bello et al. 2007), revealing that goat grazing exclusion effects are significant only on a small scale. These results support the idea of the importance of scale in ecological studies as long as it has direct effect on habitat heterogeneity, β -diversity, clumping of individuals, and autocorrelation (McGill et al. 2007). Rarefaction studies are valuable tools to estimate environmental diversity and are of potential use to predict landscape species richness (Rocchini et al. 2009).

In this work we analyzed only the impact of grazing in species richness as an important component of diversity and complement the results obtained in species composition in the study of Fernández-Lugo et al. (2009) for a 4-year period. The answer of species richness to disturbance will help to understand the impact of such disturbance from a quantitative point of view (Huston 1994). Obviously, it is also necessary to understand the impact of the species composition in order to get a broad picture of the disturbance effects (qualitative). This paper complements the results

obtained in the previous study in which no changes in species richness or diversity were detected during the study period, but a species turnover was noted in response to absence of goat grazing, related to soil magnesium content. Although the study of Fernández-Lugo et al (2009) showed little changes in Tenerife's pastures after 4 years of removal of goat grazing, changes on this community are expected due to soil chemical properties modification in response to the absence of goat grazing.

Grazing management is an old practice that is being abandoned in spite of the European Community subsidy that is aimed at maintaining it. At present, majority of the herds owners are of advanced age and the activity is poorly attracted to young people. Also, restrictions to open new grazing areas due to environmental protection make it more difficult to attract of people to this activity. The results of this study and of the previous study in Tenerife demonstrated that this activity can be promoted in the island without negative impact in the native ecosystems if managed with control.

Although some studies have shown a negative effect of grazing on endangered plant species (Campbell and Donlan 2005; Gangoso et al. 2006), the small goat herds of Tenerife are having positive effects on species richness by enhancing diversity on a small scale, reducing the extended idea that grazing has a negative effect on species richness and habitat conservation only to some restricted areas of the archipelago (as shown in this study).

The government of The Canary Islands considers goat grazing as both a traditional and necessary activity as the local economy is dependent on it. For this reason, and in order to avoid the disappearance of this activity, we suggest the promotion of goat grazing in these pastures, applying a strict control of grazing pressure, as a way of maintaining landscape use, cultural values and biodiversity.

Acknowledgments

The authors thank financial support by the University of La Laguna (through the ULL-Research Support Program) and the Spanish Ministry of Science and Innovation (project CGL2006-06471 and FPU scholarship for Silvia Fernández Lugo). Thank you to the fine staff of the Teno Rural Park,

Concejalía de Cultura y Medio Ambiente del Ayuntamiento de Buenavista and Cabildo de Tenerife for the use of their facilities and support of the project. We are grateful to the students of the Ecology Department (University of La Laguna) for their help with fieldwork. We thank Keith McDougall and Alessandro Chiarucci for comments and edition of this manuscript. We thank Heather Adams for the support translating this manuscript.

References

- Acebes JR, del Arco M, García A, León MC, Pérez PL, Rodríguez O, Wildpret W, Martín VE, Marrero M y Rodríguez CL (2004). Pteridophyta, spermatophyta. In: Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N. Y Arechavaleta, M. (coord.) Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres), Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, pp.96-143
- Adler PB (2004) Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. *Ecology* 85: 1265-1272
- Adler PB, White EP, Lauenroth WK, Kaufman DM, Rassweiler A, Rusak JA (2005) Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology* 86: 2032-2039
- Adler PB, Raff DA, Lauenroth WK (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479
- Alados C, ElAich A, Papapnastasis VP, Ozbek H, Navarro T, Freitas H, Vrahnakis M, Larrosi D, Cabezudo B (2004) Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180: 523-535
- Al-Mufti MM, Sydes CL, Furness SB, Grime JP, Band SR (1977) A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759-791
- Arévalo JR, China E, Barquín E (2007) Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118: 291-296
- Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99
- Austrheim G, Eriksson O (2001) Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains-patterns and processes at different spatial scales. *Ecography* 24: 683-695
- Barquín E, China E (2001) Pastures at the Teno plateau, Tenerife. Quality and productivity (In Spanish). XLI reunión científica de la SEEP. Murcia pp. 384-388

- Bestelmeyer BT, Miller JR, Wiens JA (2003) Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications* 13: 1750-1761
- Campbell KJ, Donlan CJ (2005) A review of feral goat eradication on islands. *Conservation Biology* 19: 1362-74
- Canals RM, Sebastià MT (2000) Analyzing mechanisms regulating diversity in rangelands through comparative studies: a case in the southwestern Pyrennees. *Biodiversity and Conservation* 9: 965-984
- Castro H, Freitas H (2009) Aboveground biomass and productivity in the Montado: from herbaceous to shrub dominated communities. *Journal of Arid Environments* 73: 506-511
- Ceballos L, Ortuño F (1974) Forest flowers and vegetation of the Canary Islands. (In Spanish). 2ª Ed. Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife
- Chiarucci A (1996) Species diversity in plant communities on ultramafic soils in relation to pine afforestation. *Journal of Vegetation Science* 7: 57-62
- Chiarucci A, Bacaro G, Rocchini D, Fattorini L (2008) Discovering and rediscovering the sample-based rarefaction formula in the ecological literature. *Community Ecology* 9: 121-123
- Chiarucci A, Viciani D, Winter C, Diekmann M (2006) Effects of productivity on species-area curves in herbaceous vegetation: evidence from experimental and observational data. *Oikos* 115: 475-483
- China E, Barquín E, Salcedo G (1993) The Teno prairie. Soils, vegetation, production, quality and management. (In Spanish). XXXIII, reunión científica de la SEEP. Ciudad Real, pp. 285-291
- Colwell RK, Coddington A (1994) Estimating the extend of terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 345: 101-118
- Crawley MJ (1997) Plant-herbivore dynamics. In: Crawley MJ (Ed) *Plant Ecology*, Blackwell Science, Oxford, pp 401-474
- Crawley MJ, Harral JE (2001) Scale Dependence in Plant Biodiversity. *Science* 291: 864-868
- de Bello F, Lepš J, Sebastià MT (2007) Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34
- Dostalek J, Frantik T (2008) Dry grassland plant diversity conservation using low-intensity sheep and goat grazing management: case study in Prague (Czech Republic). *Biodiversity and Conservation* 17: 1439-1454
- Fernández-Lugo S, de Nascimento L, Mellado M, Bermejo LA, Arévalo JR (2009) Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 132: 276-282

- Gangoso L, Donázar JA, Scholz S, Palacios CJ, Hiraldo F (2006) Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation* 15: 2231-2248
- Grace JB (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: An assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 1-28
- Huston AH (1994) Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge Press, Cambridge
- Inouye RS (1998) Species-area curves and estimates of total species richness in an old-field chronosequence. *Plant Ecology* 137: 31-40
- Johnson BE, Cushman JH (2007) Influence of a large herbivore reintroduction on plant invasions and community composition in a California grassland. *Conservation Biology* 21: 515-526
- Krahulec F (1995) Species coexistence in temperate grasslands. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 113-117
- Kimball S, Schiffman PM (2003) Deferring effects of cattle grazing on native and alien plants. *Conservation Biology* 17: 1681-1693
- Kunin WE (1998) Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281: 1513-1515
- Lande R, DeVries PJ, Walla TR (2000) When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* 89: 601-605
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology. Second English Edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands
- Lepš J, Štursa J (1989) Species-area relationship, life history strategies and succession – a field test of relationships. *Vegetatio* 83: 249-257
- Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecol Lett* 3:73-76
- Lorenzo MJ (1987) Estampas etnográficas de Teno Alto. Ayuntamiento de Buenavista. Tenerife
- Magurran AE (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Publication. Massachusetts
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso A, Anderson MJ, Benecha HK, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecological Letters* 10: 995-1015
- McNaughton SJ (1985) Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 53: 291-320
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth WK (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grasslands community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106

- Olf H, Ritchie ME (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265
- Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J (2004) Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309
- Pakeman RJ (2004) Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 92: 893-905
- Palmer MW (1994) Variation in species richness - towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 511-530
- Pei S, Fu H, Wan C (2008) Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124: 33-39
- Peet R, Wentworth TR, White PS (1998) A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. *Castanea* 63: 262-274
- Perelman SB, León EJC, Bussacca JP (1997) Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406
- Perevolotsky A, Seligman NG (1998) Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems: Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48: 1007-1017
- Reilly MJ, Wimberly MC, Newell CL (2006) Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians. *Journal of Ecology* 94: 118-130
- Rejmánek M, Rosén E (1992) Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 625-630
- Rocchini D, Ricotta C, Chiarucci A, De Dominicis V, Cirillo I, Maccherini S (2009). Relating spectral and species diversity through rarefaction curves. *International Journal of Remote Sensing* 30: 2705-2711
- Rodríguez A, Mora JL (2000) El Suelo. In: Morales G, Pérez R (Eds), *Gran atlas temático de Canarias.*, Ed. Interinsular Canarias, S/C de Tenerife, pp 107-120
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Scheiner SM (2003) Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12: 441-447
- Spiegelberger T, Matthies D, Muller-Scharer H, Schaffner U (2006) Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. *Ecography* 29: 541-548
- SPSS (1986) *SPSS/PC+ V.6.0. Base manual*. SPSS Inc., Chicago, IL

- Tracy BF, Sanderson MA (2000) Patterns of plant species richness in pasture lands of the northeast United States. *Plant Ecology* 149: 169-180
- van der Maarel E (1979) Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114
- Whittaker R, Fernández-Palacios JM (2007) *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*, 2nd Edition, Oxford University Press, Oxford
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397
- Zar JH (1984) *Biostatistical analysis*. 2nd Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ

Appendix I: List of species that appeared along the five years of the study in the 16 plots (100 m²), indicating if they appeared in the control or exclusion plots (exotic species are indicated in bold). Co: Control; Ex: Exclusion.

Species	Co	Ex	Species	Co	Ex
<i>Aeonium</i> sp.		x	<i>Echium aculeatum</i>	x	x
<i>Aeonium urbicum</i>	x		<i>Echium plantagineum</i>	x	x
<i>Allium roseum</i>	x	x	<i>Echium strictum</i>		x
<i>Anagallis arvensis</i>	x	x	<i>Emex spinosa</i>		x
<i>Andryala pinnatifida</i>	x	x	<i>Erodium botrys</i>	x	x
<i>Argyranthemum coronopifolium</i>	x		<i>Erodium brachycarpum</i>		x
<i>Arisarum simorrhinum</i>	x	x	<i>Erodium chium</i>	x	
<i>Aristida adscensionis</i>	x	x	<i>Erodium cicutarium</i>	x	x
<i>Artemisia thuscula</i>	x	x	<i>Erodium malacoides</i>		x
<i>Asphodelus ramosus</i>	x	x	<i>Erodium moschatum</i>		x
Asteraceae sp. (1)	x	x	<i>Erodium</i> sp.	x	x
Asteraceae sp. (2)	x	x	<i>Euphorbia atropurpurea</i>		x
Asteraceae sp. (3)	x		<i>Filago pyramidata</i>	x	x
Asteraceae sp. (4)	x	x	<i>Foeniculum vulgare</i>	x	x
<i>Avena barbata</i>	x	x	<i>Fumaria bastardii</i>	x	x
<i>Avena</i> sp.	x	x	<i>Fumaria muralis</i>	x	
<i>Avena sterilis</i>	x	x	<i>Fumaria parviflora</i>		x
<i>Beta macrocarpa</i>	x	x	<i>Galactites tomentosa</i>	x	x
<i>Bidens pilosa</i>	x	x	<i>Galium aparine</i>	x	x
<i>Bituminaria bituminosa</i>	x	x	<i>Galium parisiense</i>	x	x
<i>Brachypodium distachyon</i>	x	x	<i>Galium verrucosum</i>	x	x
<i>Briza maxima</i>	x	x	<i>Geranium dissectum</i>	x	x
<i>Briza minor</i>	x		<i>Gladiolus italicus</i>	x	x
<i>Bromus hordeaceus</i>	x	x	<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	x	x
<i>Bromus madritensis</i>	x		<i>Helminthotheca echioides</i>	x	x
<i>Bromus rigidus</i>	x	x	<i>Hirschfeldia incana</i>	x	x
<i>Bromus rubens</i>		x	<i>Hordeum murinum</i>	x	x
<i>Bromus</i> sp.	x	x	<i>Hyparrhenia hirta</i>	x	
<i>Calendula arvensis</i>	x	x	<i>Hypochoeris</i> sp.	x	
<i>Campanula erinus</i>	x	x	<i>Kleinia neriifolia</i>	x	x
<i>Carex divulsa</i>	x	x	<i>Lactuca serriola</i>		x
<i>Catapodium rigidum</i>	x	x	<i>Lamarckia aurea</i>	x	x
<i>Cerastium glomeratum</i>	x	x	<i>Lathyrus angulatus</i>	x	x
<i>Ceropegia fusca</i>	x		<i>Lathyrus sphaericus</i>	x	x
<i>Cichorium endivia</i>		x	<i>Launaea nudicaulis</i>	x	x
<i>Cistus monspeliensis</i>	x		<i>Leontodon taraxacoides</i>	x	x
<i>Convolvulus siculus</i>	x	x	<i>Linum bienne</i>	x	
<i>Conyza bonariensis</i>		x	<i>Linum strictum</i>	x	x
<i>Cuscuta planiflora</i>	x	x	<i>Lobularia canariensis</i>	x	x
<i>Cynodon dactylon</i>	x		<i>Logfia gallica</i>	x	x
<i>Cynosurus echinatus</i>	x	x	<i>Lotus sessilifolius</i>	x	x
<i>Descurainia millefolia</i>	x	x	<i>Medicago itálica</i>	x	x
<i>Drimia maritima</i>	x	x	<i>Medicago minima</i>	x	x
<i>Drusa glandulosa</i>	x	x	<i>Medicago polymorpha</i>	x	x

Species	Co	Ex	Species	Co	Ex
<i>Medicago truncatula</i>	x	x	<i>Sonchus acaulis</i>	x	x
<i>Micromeria varia</i>	x	x	<i>Sonchus asper</i>	x	x
<i>Misopates orontium</i>	x	x	<i>Sonchus oleraceus</i>	x	x
<i>Monanthes laxiflora</i>	x	x	<i>Sonchus radicans</i>		x
<i>Ononis hesperia</i>	x	x	<i>Spergula arvensis</i>	x	x
<i>Opuntia maxima</i>	x	x	<i>Stachys arvensis</i>	x	x
<i>Oxalis pes-caprae</i>		x	<i>Stachys ocymastrum</i>	x	
<i>Pallenis spinosa</i>	x	x	<i>Stipa capensis</i>	x	x
<i>Papaver rhoeas</i>	x	x	<i>Tolpis barbata</i>	x	x
<i>Pericallis echinata</i>	x	x	<i>Tolpis laciniata</i>	x	
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	x	x	<i>Torilis arvensis</i>	x	x
<i>Phagnalon saxatile</i>	x	x	<i>Tragopogon porrifolius</i>	x	x
<i>Phalaris coerulescens</i>	x	x	<i>Trifolium angustifolium</i>	x	x
<i>Plantago lagopus</i>	x	x	<i>Trifolium arvense</i>	x	x
Poaceae sp. (1)	x	x	<i>Trifolium campestre</i>	x	x
Poaceae sp. (2)	x		<i>Trifolium glomeratum</i>	x	x
Poaceae sp. (3)	x		<i>Trifolium scabrum</i>	x	x
Poaceae sp. (4)	x		<i>Trifolium stellatum</i>	x	x
<i>Polycarpha divaricata</i>	x	x	<i>Trifolium striatum</i>	x	x
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	x	x	<i>Trifolium subterraneum</i>	x	x
<i>Raphanus raphanistrum</i>	x	x	<i>Trifolium tomentosum</i>		x
<i>Reichardia ligulata</i>	x	x	<i>Trisetum paniceum</i>	x	x
<i>Reichardia tingitana</i>	x	x	<i>Tuberaria guttata</i>	x	
<i>Romulea columnae</i>	x	x	<i>Umbilicus gaditanus</i>		x
<i>Rumex acetosella</i>		x	Unknow sp. (1)		x
<i>Rumex bucephalophorus</i>	x	x	<i>Urospermum picroides</i>	x	x
<i>Rumex pulcher</i>	x	x	<i>Vicia benghalensis</i>	x	x
<i>Sanguisorba megacarpa</i>	x	x	<i>Vicia disperma</i>	x	x
<i>Scandix pecten-veneris</i>	x	x	<i>Vicia hirsuta</i>	x	x
<i>Scorpiurus muricatus</i>	x	x	<i>Vicia lutea</i>	x	x
<i>Sedum rubens</i>	x	x	<i>Vicia parviflora</i>	x	x
<i>Senecio vulgaris</i>	x	x	<i>Vicia pubescens</i>	x	x
<i>Sherardia arvensis</i>	x	x	<i>Vicia sativa</i>	x	
<i>Sideritis brevicaulis</i>	x	x	<i>Vicia sp.</i>	x	x
<i>Silene gallica</i>	x	x	<i>Vulpia myurus</i>	x	x
<i>Silene vulgaris</i>	x	x	<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	x	x

Appendix II: Power function constants (z and c) for each plot at different years.

Plot	2005			2006			2007			2008			2009		
	tre	z	c	tre	Z	c	tre	z	c	tre	z	c	tre	z	c
1	co	0.27	0.70	co	0.29	0.71	co	0.35	0.50	co	0.30	0.62	co	0.32	0.69
2	co	0.28	0.65	co	0.32	0.57	co	0.32	0.51	co	0.29	0.53	co	0.32	0.64
3	co	0.26	0.73	co	0.27	0.71	co	0.28	0.64	co	0.26	0.72	co	0.33	0.73
4	co	0.19	0.69	co	0.21	0.69	co	0.21	0.59	co	0.24	0.60	co	0.27	0.57
5	co	0.25	0.78	co	0.32	0.62	co	0.25	0.86	co	0.29	0.71	co	0.30	0.74
6	co	0.24	0.80	co	0.33	0.56	co	0.32	0.62	co	0.27	0.71	co	0.26	0.83
7	co	0.27	0.70	co	0.27	0.70	co	0.29	0.59	co	0.29	0.65	co	0.28	0.75
8	co	0.27	0.54	co	0.29	0.42	co	0.32	0.37	co	0.30	0.44	co	0.31	0.57
1	ex	0.22	0.84	ex	0.23	0.81	ex	0.28	0.64	ex	0.30	0.60	ex	0.26	0.86
2	ex	0.30	0.67	ex	0.27	0.70	ex	0.26	0.71	ex	0.32	0.55	ex	0.32	0.64
3	ex	0.24	0.78	ex	0.25	0.75	ex	0.28	0.68	ex	0.29	0.62	ex	0.33	0.67
4	ex	0.31	0.36	ex	0.22	0.58	ex	0.29	0.34	ex	0.24	0.61	ex	0.29	0.55
5	ex	0.30	0.60	ex	0.28	0.64	ex	0.27	0.77	ex	0.25	0.78	ex	0.26	0.85
6	ex	0.24	0.68	ex	0.37	0.44	ex	0.28	0.61	ex	0.33	0.53	ex	0.27	0.77
7	ex	0.26	0.65	ex	0.29	0.64	ex	0.37	0.41	ex	0.32	0.54	ex	0.30	0.75
8	ex	0.24	0.77	ex	0.32	0.51	ex	0.33	0.45	ex	0.36	0.37	ex	0.37	0.52

tre: treatment; co: control; ex: exclosure

III. Grazing effects on species composition depends on the vegetation stand (La Palma, Canary Islands)

Arévalo, J.R.¹, de Nascimento, L.¹, Fernández-Lugo, S.¹, Mata, J.², Bermejo, L.²

¹Island Ecology and Biogeography Group, Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUETSPC), Universidad de La Laguna (ULL), Avda. Astrofísico Francisco Sánchez s/n, 38206 La Laguna (Tenerife), Spain.

²Department of Agricultural Engineering, Production and Economy, Universidad de La Laguna (ULL), Technical School of Agricultural Engineering, Ctra. de Geneto nº 2, 38201 La Laguna (Tenerife), Spain.

Abstract

Grazing management is probably one of the most extensive land uses, but its effects on plant communities have in many cases been revealed to be contradictory. Some authors have related these contradictions to the stochastic character of grazing systems. Because of that, it is necessary to implement specific analyses of grazing effects on each community, especially in natural protected areas, in order to provide the best information to managers.

We studied the effects of grazing on the species composition of the main vegetation types where it takes place (grasslands, shrublands and pine forests) on the island of La Palma, Canary Islands. We used the point-quadrat intersect method to study the species composition of grazed and ungrazed areas, which also were characterized by their altitude, distance to farms, distance to settlements, year of sampling, herbaceous above-ground biomass and soil organic matter.

The variables organic matter, productivity and species richness were not significantly affected by grazing. The species composition of the analyzed plant communities was affected more by variables such as altitude or distance to farms than by extensive grazing that has been traditionally carried out on the island of La Palma involving certain practices such as continuous monitoring of animals by goat keepers, medium stocking rates adjusted to the availability of natural pastures, supplementation during the dry season using local forage shrubs or mown pastures and rotating animals within grazing areas.

Although some studies have shown a negative effect of grazing on endangered plant species, these results cannot be freely extrapolated to the traditional grazing systems that exert a low pressure on plant communities (as has been found in this study). We consider extensive grazing as a viable way of ensuring sustainable management of the studied ecosystems.

Keywords: DCA; Goat grazing; Logistic regression; Grasslands; Pine forests; Shrublands.

Nomenclature: Canary Islands checklist of wild species (Acebes *et al.*, 2004).

Introduction

Ungulate grazing is the most common land use in the world (Díaz et al., 2007), and one of the most impacting disturbances on species composition (Huntly, 1991), together with habitat destruction (Pimentel, 2002), invasion of exotic species (Pauchard et al., 2009) and fire (White, 1979). In spite of the wide spread of this land use, the understanding of the dynamics of plant communities under grazing management remains unachieved in as far as the results obtained are contradictory in many areas (Olf and Ritchie, 1998). Some authors have related these contradictions to the stochastic character of grazing systems, rather than simply to deterministic processes (Curtin, 2002).

Although grazing plays a key role in shaping plant communities, there are other environmental factors, including human activities, which are usually more important than grazing in order to understand species composition, i.e. altitude (Brinkmann et al., 2009; Zhang and Dong, 2009), precipitation (Milchunas et al., 1988), productivity (Osem et al., 2004), specific plant community (Briske and Noy-Meir, 1989) or soil nutrient content (Fernández-Lugo et al., 2009). Grazing impact on plant communities cannot be evaluated alone as it is one important element shaping plant communities, alongside other factors such as those mentioned above. In many studies, grazing has no or very little effect on species richness or plant community composition (Olf and Ritchie, 1998; Stohlgren et al., 1999; Casado et al., 2004). The effect of the different environmental gradients (e.g. altitude, precipitation, temperature) should also be taken into account in order to be able to isolate the impact of grazing in plant communities.

Grasslands in the Canary Islands represent very likely the richest plant community on the archipelago, something that can be related to their history, management and dynamics. Extensive goat grazing has been traditionally carried out on the island of La Palma involving certain

practices such as continuous monitoring of animals by goat keepers, medium stocking rates adjusted to the availability of natural pastures, supplementation during the dry season using local forage shrubs or mown pastures and rotating animals within grazing areas (Bermejo et al., 2010). The maintenance of these practices along with long-term environmental monitoring makes extensive grazing a sustainable activity.

In addition, grazing on the Island of La Palma is a traditional activity of important socioeconomic value, carried out since the arrival of the first inhabitants around 3000 years ago (Amills et al., 2004). In fact, La Palma has a native goat breed (“Palmera”), adapted to its territory and grasslands and has a significant genetic distance from other breeds in the Canary Islands (Martínez et al., 2006). The milk is used for the production of the local cheese that has been officially awarded a Designation of Origin (Escuder et al., 2006). The permanence of the Palmera goat breed and related handicrafts are completely dependent on grazing activity. This island has been recently (2002) recognized as a Biosphere Reserve by UNESCO, and over 35 % of the surface of the Island contributes to the Canarian Network of Natural Protected Areas, including a National Park; therefore correct management of grazing is necessary to avoid conflict with conservation aims.

This study was designed to find out the effects of goat grazing on the main vegetation types where grazing takes place (grasslands, shrublands and pine forests), and to determine if such effects are more important in conditioning species composition than other environmental factors such as altitude, distance to urban areas, distance to farms or even soil nutrient content. We hypothesize that grazing is the most important ecological determinant of plant species composition in La Palma grasslands, with respect to other environmental variables (altitude, settlement distance and farm distance). Because grazing is not considered in dynamic global vegetation models (Díaz et al., 2007), these results will help to understand

the variability of grazing impact on different plant communities even located in the same area. The obtained information in this study can be valuable for managers in the decision making process for ecosystem conservation.

Material and methods

Study site

La Palma is one of the western islands of the Canarian Archipelago. Because of its high altitude (2423 m), the island contains all main zonal ecosystems present in the Canary Islands. The study site is located in the south half of the island, where grazing zones occupy 6300 hectares, with a mean stocking rate of 0.12 ± 0.03 AU (\pm standard deviation) per hectare. Pine forests, shrublands and grasslands are the main vegetation types where grazing takes place (Fig. 1). Grazing at these intensities has been maintained for the last ten years, although higher variability in grazing intensity is related to the accessibility of the animals to the area.

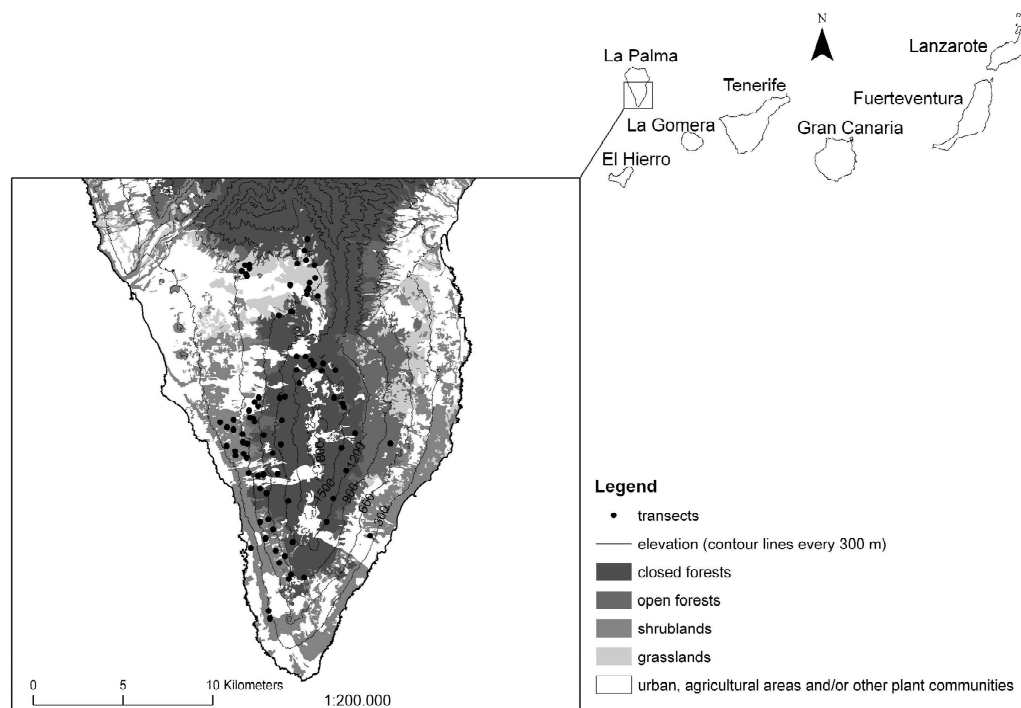


Figure 1: Map of the Canary Islands and the island of La Palma showing the different vegetation types of the study area and the specific location of the transects.

Four vegetation types were selected for this study. The pine forest is dominated by the Canary pine (*Pinus canariensis*), with few shrubs in the understory (*Adenocarpus* spp., *Bystropogon origanifolius* or *Chamaecytisus proliferus*), and the herbaceous legume *Lotus hillebrandii*. Its altitudinal distribution varies from 1500-2000 m a.s.l. in the windward and from 800-2000 m a.s.l. in the leeward, although it is often found at lower altitudes when colonizing recent volcanic soils. This vegetation type has been divided into closed and open forest depending on the canopy cover to take into account the different light conditions of the ground vegetation.

The shrublands occupies areas where original vegetation has been altered due to activities such as deforestation, grazing or human settlements; mainly in the altitudinal range of coastal shrublands and thermophilous woodland (0-800 m a.s.l.). It is dominated by diverse shrub species (*Artemisia thuscula*, *Euphorbia lamarckii*, *Kleinia neriifolia* or *Rumex lunaria*), and the presence of widespread fragments of *Retama rhodorizoides*, which represents the original shrublands of La Palma.

Grasslands are formed by diverse communities dominated by herbaceous annual or perennial species (*Avena* spp., *Brachypodium distachyon*, *Bromus* spp., *Hyparrhenia hirta*, *Medicago* spp., *Stipa capensis*, *Trifolium* spp., etc.) that grow in abandoned fields but also in areas where forests have been cleared for human use, mainly at middle altitudes (600-800 m a.s.l.).

The climate varies in these communities, from the shrublands with dry and warm weather (50-300 mm of total precipitation/year, over 19 °C mean annual temperature) on the coast, the more humid and milder conditions (250-1000 mm, 15-19 °C) in the middle altitudes where shrublands and grasslands develop, to a drier and colder climate (450-500 mm, 11-15 °C) in the higher altitudes where we find the pine forest (del Arco et al., 2006). The soils of the study sites have been classified mainly as Leptosols, Andosols and Regosols (Rodríguez and Mora, 2000).

Design of data collection

The vegetation types studied were assessed according to the Canary Islands vegetation map (GRAFCAN, 2002) using ArcGIS (version 9.0, ESRI). In order to differentiate between open and closed stands of pine forests, we overlaid the canopy cover of the IFN2 (Second National Forest Inventory MARM, 1996) with the La Palma vegetation map, identifying open forest stands when arboreal cover was less than 40 % and closed forests over 40 %.

A total of 86 permanent transects, each one 30 m long, were located randomly at each study site, within and outside of grazing areas. Species composition and frequency were measured using the point-quadrat intersect method (Daget and Poissonet, 1971), recording point samples every 0.3 m; *i.e.* 100 points per transect. Nomenclature of plant species follows the Canarian checklist of wild species (Acebes et al., 2004). Vegetation was monitored every spring in 2005, 2006 and 2007. The number of plant species and their relative frequencies (total of points touched by a species divided by the sum of total touches of all species; Bullock et al., 2001; del Pozo et al., 2006) was calculated from each transect every sampling year.

All transects were georeferenced, with fixed UTM coordinates and a fixed orientation for each, making it possible to record data from the same location every year, with high precision and to reduce sampling error. Based on this information we calculated distance to farms as well as distance to the nearest settlement.

Because of the random character of the study, the number of transects in each vegetation type was different depending on the area of each stand: seven transects were located in grazed grasslands while 11 were located in ungrazed grasslands, 16 and 7 respectively for shrublands, 12 and 22 for closed forests and 5 and 5 for open forests stands. The proportion of area for the four different vegetation types under grazing remains around 22% (Table 1).

The above ground standing crop was measured by cutting herbaceous biomass (at ground level) from three random plots of one m² located near each transect and dried at 60 °C until weight remained constant. Weights are given in kg of dry matter per hectare. A soil sample was taken at a distance of 20 cm from the origin of each transect, collecting a sample of 500 g from the first five cm of soil. Soil organic matter was estimated from the soil carbon content using the Van Bemmelen factor (Porta et al., 1986). These parameters were measured only for the year 2005.

Table 1: Area grazed vs. ungrazed for each vegetation type in the study. Average soil organic matter (O.M. %) and average above ground standing crop (kg DM ha⁻¹) in the transects for the year 2005 in the different vegetation types. Average species richness of the transects for the vegetation types during the three years, average distance to settlements of transects, average distance to farms and average altitude (standard deviation in parentheses; significant differences of these variables between grazed and ungrazed transects revealed by the Mann Whitney U test are indicated for a p<0.05 with “*”).

		O.M. (%)	Standing crop (Kg DM ha ⁻¹)	Species (#)	Settlement (m)	Farms (m)	Altitude (m)
Grasslands	Grazed (475 ha)	5.92 (2.89)	1507.67 (1555.39)	14.80 (6.20)	186.723 (96.37)	2653.27 (2339.64)	738.64 (239.10)
	Ungrazed (1789 ha)	3.04 (1.12)	1819.10 (1118.09)	16.60 (4.60)	261.57 (182.56)	1046.00 (432.87)	732.14 (70.29)
Shrublands	Grazed (1650 ha)	2.46 (0.80)	1020.81 (819.59)	13.58 (5.66)	319.29 (157.2)	3260.57 (1672.95)	771.43 (171.65)
	Ungrazed (4250 ha)	1.89 (1.28)	741.90 (929.90)	12.04 (7.37)	223.88 (182.77)	1092.38 (952.03)	493.75 (131.25)
Open forest	Grazed (767 ha)	3.60 (3.34)	652.63 (1070.00)	6.80 (4.59)	153.60 (61.42)	2131.40 (1980.68)	790.00 (45.41)
	Ungrazed (2552 ha)	4.38 (2.54)	740.73 (621.70)	12.70 (5.8)	221.40 (178.58)	2724.00 (1199.81)	1095.00 (362.46)
Closed forest	Grazed (2572 ha)	5.27 (2.94)	301.29 (695.37)	5.69 (6.30)	736.59 (410.30)	2892.68 (1001.57)*	1257.95 (220.97)
	Ungrazed (8588 ha)	4.01 (2.17)	401.89 (329.37)	5.88 (3.40)	369.50 (255.35)	1302.67 (740.46)	1041.67 (264.22)

Statistical analysis

Detrended Correspondence Analysis (DCA; Hill and Gauch, 1980) was used to examine how species composition differed among grazed and

ungrazed areas, and how it changed over time in the different sampling years (ter Braak and Šmilauer, 1998). Analyses were based on relative frequencies of the species. The different vegetation types selected (grasslands, shrublands, open forests and closed forests) were separately analyzed in order to study the effects of grazing and other factors on species composition of the different vegetation stands.

Although direct ordination methods are more appropriate to determine differences and their relationship with environmental variables, we only have a few environmental variables. This would reduce the value of the direct method as a large portion of inertia will not be covered and there is a high sensitivity of the analysis to the environmental matrix (Palmer 1991). Hence an indirect method was considered more appropriate in this case. DCA is considered a suitable analysis to evaluate trends through time as well as space (Franklin et al., 1993; ter Braak and Šmilauer, 1998).

In order to determine if DCA axes discriminated the species composition based on grazing, the coordinates of transects from the DCA for axes I and II were analyzed using logistic regression and the Wald statistic to determine its significance ($p < 0.05$). We also correlated the transects' DCA coordinates of axes I and II with the percentage of organic matter, productivity, altitude, distance to farms and distance to settlements (using the Pearson correlation coefficient, $p < 0.05$).

Vegetation types were also described in terms of their average organic matter and productivity (only for the first year), average species richness (for the three years), distance to farms, distance to urban or rural settlements and altitude. We used the Mann-Whitney U test ($p < 0.05$) to find any significant differences in these parameters between grazed and ungrazed areas. Due to the large set of statistical contrasts the multiple test procedure of Holm for independent tests (Legendre and Legendre, 1998) was also applied.

We performed all multivariate analyses with CANOCO (ter Braak and Šmilauer, 1998). Basic statistical methods followed Zar (1984) and were implemented using SPSS (SPSS, 1986).

Results

A total of 199 species were found in the 87 transects sampled during the three years of study. The more common species were the grasses *Brachypodium distachyon*, *Avena barbata*, *Hyparrhenia hirta*, *Bromus rigidus*, *Briza maxima* and the legumes *Chamaecytisus proliferus* and *Bituminaria bituminosa*. These species were present in more than 20 % of transects for all the vegetation stands and years (Appendix). We did not find any endangered species or vulnerable species (Boletín Oficial de Canarias, 2010) in the transects or near the transects.

The comparisons of soil organic matter, aboveground standing crop and species richness for the stands of vegetation in grazed vs. ungrazed areas revealed no significant differences in any case, after the correction with the Holm procedure for multiple testing ($p < 0.05$). In the case of the values for altitude, and distances to settlements or farms, only farm distance in closed forest vegetation stands was significantly different between grazed vs. ungrazed areas ($U = 28.0$, $n = 34$, $p < 0.05$). The highest values of species richness, aboveground standing crop and soil organic matter were found in grasslands (Table 1).

The analysis of species composition in grasslands revealed that grazed transects cannot be discriminated from ungrazed transects, although grasslands under grazing management revealed a lower diversity than ungrazed ones, based on the area of the polygon in the bidimensional space of axes I and II of the DCA (Fig. 2). The inertia explained by both axes reached 18 % of total inertia (Table 2). With respect to the year, discrimination was very poor, indicating basically a lack of differences between years, based on species composition. In spite of the lack of a clear discrimination of species composition between grazed vs. ungrazed

transects, *Bituminaria bituminosa*, *Rumex lunaria*, *Galium parisiense* and *Micromeria herpyllomorpha* can be considered among the more abundant and characteristic species of ungrazed grasslands, while *Galactites tomentosa*, *Plantago lagopus*, *Brachypodium distachyon* and *Hedypnois rhagadioloides* were the most abundant in grazed grasslands. Altitude ($r_{54} = -0.957$, $p < 0.01$) and distance to farms ($r_{54} = 0.696$, $p < 0.01$) were significantly related to the transect scores of DCA axis I, being the most important variables determining species composition, while management (grazing vs. ungrazed) was significantly related to axis II ($B = 5.387$, $Wald = 12.044$, $p < 0.01$).

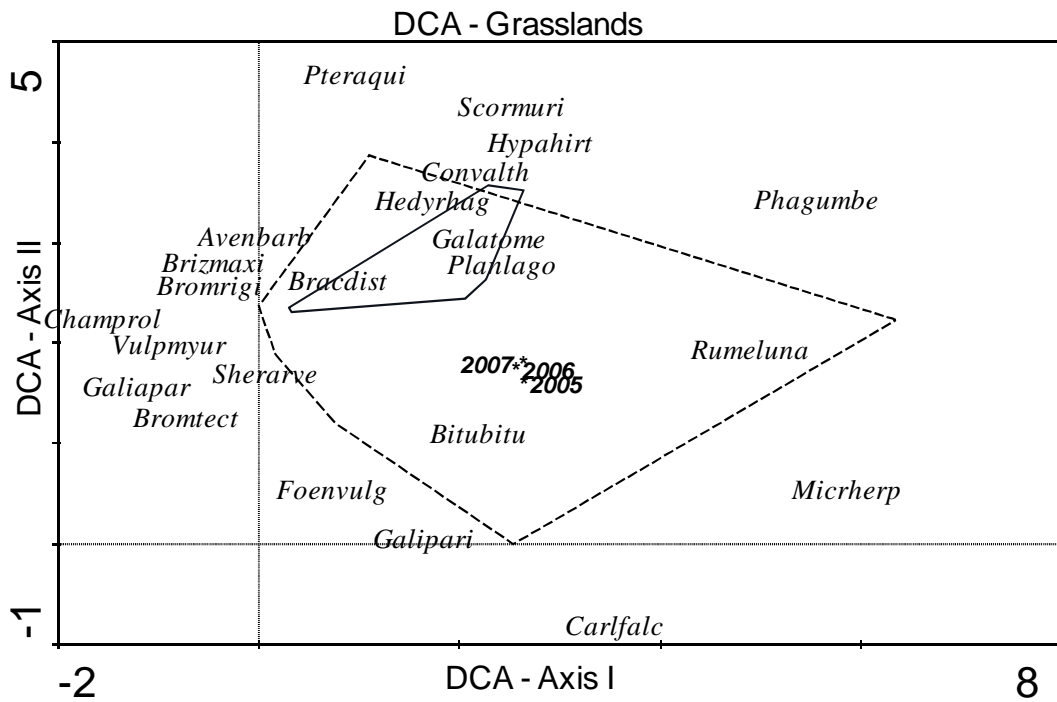


Figure 2: DCA species scores in the space defined by axes I and II for the grassland transects. Polygons enclose grazed (solid line) and ungrazed transects (dashed line). Only species over a 5% frequency of appearance in the study are shown; see list of names in Annex I; the centroids for the samples sites at different years are indicated with an asterisk and the year.

Table 2: Information about eigenvalues, cumulative percentage of variance of both axes and total inertia of DCA analysis for each vegetation type.

Vegetation stand	Axis I - Eigenvalue	Axis II - Eigenvalue	Total inertia	% explained
Grasslands	0.787	0.485	6.871	18.5
Shrublands	0.674	0.430	7.366	15.0
Open forests	0.807	0.391	5.181	23.0
Closed forests	0.824	0.649	12.084	12.2

In the case of the shrublands, a higher discrimination was found between grazed and ungrazed areas along axis I of the DCA analysis (Fig. 3). Species such as *Adenocarpus viscosus*, *Vulpia myurus*, *Trisetum paniceum*, *A. foliolosus* and *Bromus rigidus* were common and characteristic species of the ungrazed transects, while *B. tectorum*, *P. lagopus*, *Asphodelus ramosus* or *Euphorbia lamarckii* were common in grazed areas. The total variability explained by both axes was 15 % of total inertia (Table 2). As in the previous analysis, the species composition did not show any significant change between years. Transect scores of axes I and II were significantly related to altitude ($r_{69} = -0.863$, $p < 0.01$) and distance to farms ($r_{69} = 0.696$, $p < 0.01$), but in this case, grazing was significantly related to axis I ($B = 1.468$, $Wald = 12.875$, $p < 0.01$), revealing itself as the most important gradient of species composition variation.

The species composition of open forests transects revealed a good discrimination among grazed vs. ungrazed areas in the bidimensional space of axes I and II. *Cistus symphytifolius*, *Convolvulus althaeoides*, *Foeniculum vulgare*, *Chamaecytisus proliferus* and *Tuberaria guttata* were common under grazing management, while *G. aparine*, *Lathyrus tingitanus*, *B. rigidus* or *Bituminaria bituminosa* were common in ungrazed transects (Fig. 4). The inertia explained by both axes reached 23 % (Table 2). The species composition did not change significantly among years. We did not find any variables significantly related to the transect scores of axes I and II.

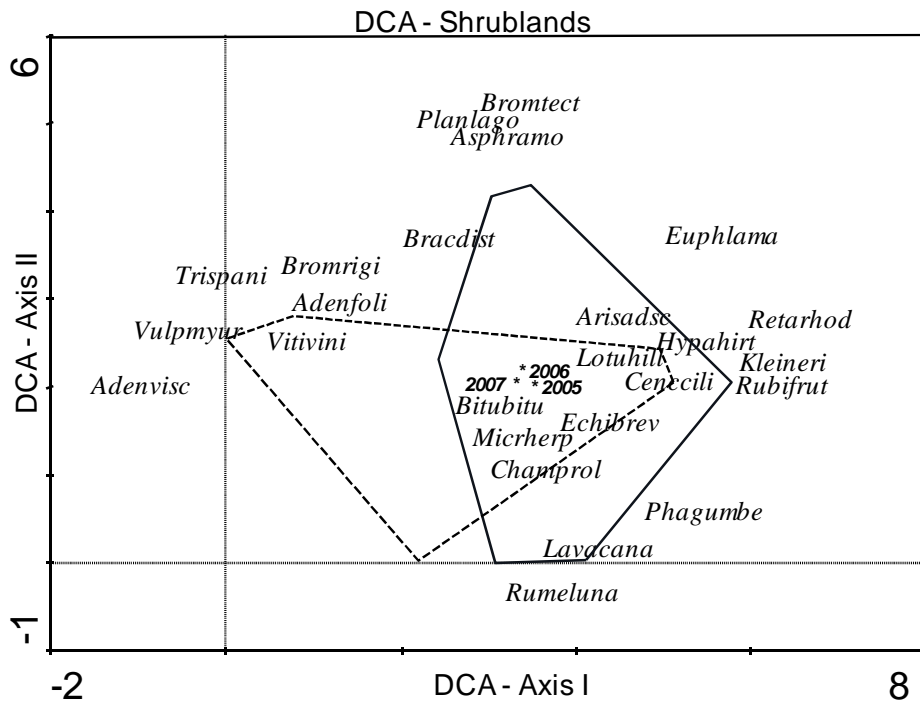


Figure 3: DCA species scores in the space defined by axes I and II of the DCA for the shrubland transects. The same information as in Figure 2 is shown here.

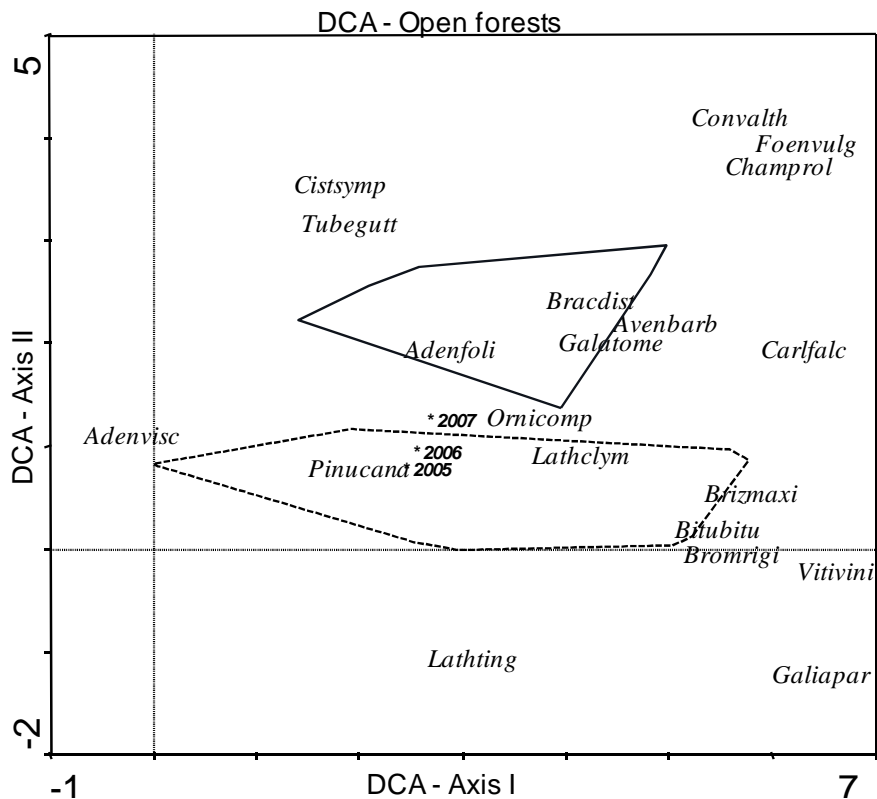


Figure 4: DCA species scores in the space defined by axis I and axis II of the DCA for the open forest transects. The same information as in Figure 2 is shown here.

For the closed forests stand, the graphic discrimination of grazed and ungrazed areas was poor, and also the ungrazed transects presented a higher diversity in species composition, with characteristic species such as *Erica arborea*, *Pinus canariensis*, *Pteridium aquilinum*, *Cistus symphytifolius* or *G. parisiense*, whereas *A. foliolosus*, *Vicia disperma*, *Lotus hillebrandii* or *Tuberaria guttata* were common in grazed areas (Fig. 5). Both axes explained 12 % of total inertia (Table 2). There was no discrimination among species composition according to the year. Variables such as altitude ($r_{101} = 0.724$, $p < 0.01$), aboveground standing crop ($r_{33} = -0.596$, $p < 0.01$), distance to settlements ($r_{101} = -0.511$, $p < 0.01$) and distance to farms ($r_{101} = 0.590$, $p < 0.01$) were significantly related to the distribution of transects scores along axis I, while altitude ($r_{101} = -0.468$, $p < 0.01$), distance to farms ($r_{101} = -0.620$, $p < 0.01$) and grazing ($B = -3.642$, $Wald = 19.119$, $p < 0.01$) were significantly related to axis II.

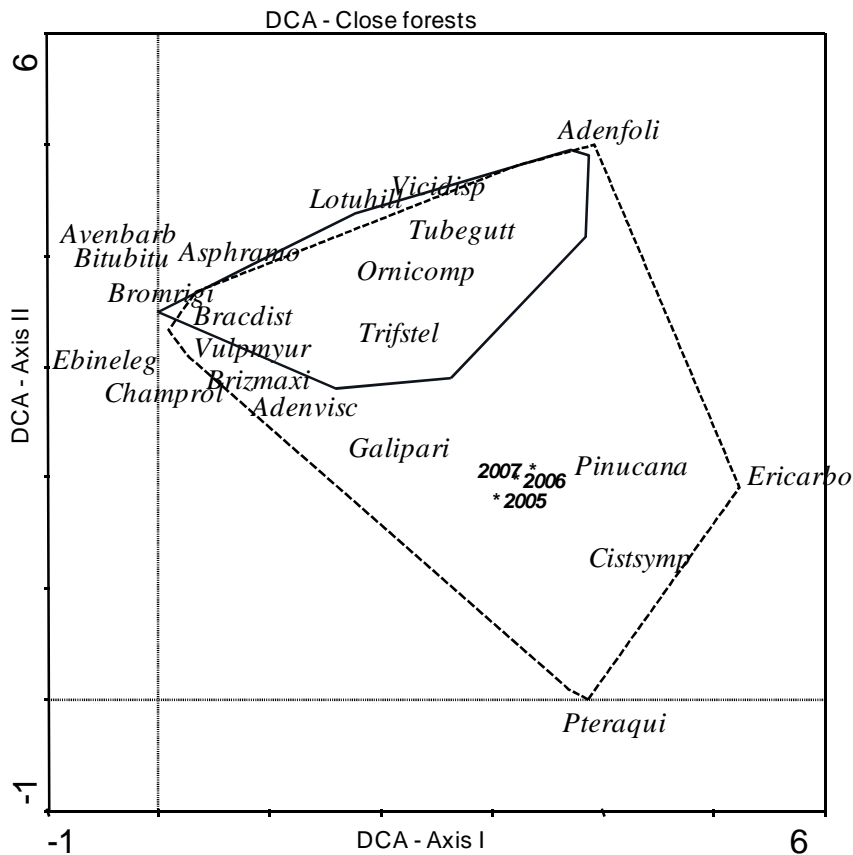


Figure 5: DCA species scores in the space defined by axes I and II of the DCA for the closed forest transects. The same information as in Figure 2 is shown here.

Discussion

We did not find significant differences in soil organic matter, aboveground standing crop or species richness between grazed and ungrazed areas for any of the studied vegetation types selected (grasslands, shrublands, open pine forests and closed pine forests), although we found some patterns in their species composition. As is known, the intensity of the effect of herbivores on plant communities varies along environmental gradients or between vegetation stands (Milchunas et al., 1988; Olf and Ritchie, 1998; de Bello et al., 2007), becoming even insignificant or null at low grazing intensities (Noy-Meir et al., 1989; Milchunas and Lauenroth, 1993). The results obtained can be related to the low herbivore pressure exerted on these plant communities by the traditional grazing system (stocking rate of 0.12 ± 0.03 AU per ha), which is expected to be a sustainable and conservation compatible type of management. Previous studies have also found little effect of extensive goat grazing on plant communities in the Canary Islands (Arévalo et al., 2007; Fernández-Lugo et al., 2009).

We can assume that the differences found in the species composition between grazed and ungrazed areas of the four studied vegetation types are not related to the variables of location of the transects (altitude, distance to settlements and distance to farms) because they did not reveal significant differences between grazed and ungrazed transects. It is known that weather conditions vary considerably between years and are an important source of variability affecting species richness and species composition (Gillen and Sims, 2006; Diaz et al., 2007), being even more important than grazing in conditioning the species composition of some ecosystems (Ellis and Swift, 1988; Ellis et al., 1993; Biondini et al., 1998). However, the differences in species composition found in the studied vegetation types could not be related to the year of study, probably due to

the fact that precipitation varied little from average during the three sampling years.

Since they are one of the richest plant communities in the Canarian Archipelago (Arévalo et al., 2007), grasslands presented the highest number of species in this study. The most significant correlates with variation in species composition in this vegetation type were altitude and distance to farms. Altitude has been revealed as one of the most important variables in the Canary Islands in explaining species composition (Fernández-Palacios and de Nicolás, 1995; Arévalo et al., 2005), and also the distance to urban or rural areas has been shown to have significant effects on the species composition of different Canarian plant communities (Arévalo et al., 2005; Arévalo et al., 2008). We did not find a clear discrimination between grazed and ungrazed grasslands, which can be related to both the low grazing pressure and the fact that the herbaceous species which dominate this ecosystem, mainly of Mediterranean origin, are well adapted to herbivore pressure (Perevolotsky and Seligman, 1999). Fernández-Lugo et al. (2009) also reported minimal effects of the traditional grazing systems on the species composition of grasslands in the Canary Islands. On the other hand, we found that the ungrazed areas had a higher beta diversity than grazed ones (determined by the length of the axes, a measure of beta diversity in DCA analyses; Jongman et al., 1987), which can be related to a more homogeneous spatial plant distribution under grazing management (de Bello et al., 2007).

Grasslands and shrublands are one of the most important sources of forage for extensive goat grazing. In contrast to grasslands, extensive goat grazing proved to be an important variable in explaining shrublands species composition. Shrub species can be more sensitive to both consumption and trampling generated by grazing than the herbaceous species (which dominate the grasslands communities), as has been previously reported for the Mediterranean region (Perevolotsky and Seligman, 1999; Tzanopoulos

et al., 2007). This can explain why, in ungrazed or abandoned shrublands, there is an increase in shrub species (Castro and Freitas, 2009), grazing management thus becoming one of the most important variables shaping species composition. In addition to grazing, the rest of the variables analyzed, such as altitude and distance to farms, were also important sources of variation for this plant community.

In the case of the pine forests, the results depended on the canopy cover. In the open forests axis II of the DCA discriminated clearly among grazed vs. ungrazed transects, but we did not find significant differences; this could be related to the low number of transects in this particular vegetation type. None of the other variables analyzed in this study was related to the species composition of the open forests. In the case of the closed forests, altitude, aboveground standing crop, distance to settlements and distance to farms were the main variables determining species composition, followed by grazing. Although we did not find a significant relationship between grazing management and the ordination analysis in the open forest stands, it is well known that woodlands are sensitive to grazing (Olf et al., 1999; Vesik et al., 2004), and we can assume that grazing is an important factor determining species composition in both types of vegetation, although as has been found in the rest of communities studied here, grazing influence on plant communities plays a secondary role with respect to other environmental factors. The effects of grazing in forest areas have been extensively reported with regards to diversity (Patón et al. 1995; Pueyo et al. 2003), species competition (Donaghy and Fulkerson, 1997) or succession (Grime, 2001), and they have been considered in general positive in the maintenance of forested areas under a moderate grazing intensity (Torrano and Valderrábano, 2004).

The results revealed that it is necessary to consider multiple controlling factors that act in each vegetation type, in order to be able to understand the effect of grazing (Casado et al., 2004). In this case, distance

to farms and altitude are the most important variables conditioning species composition, and then grazing in the studied ecosystems. Trampling and intense use near the farms can explain this significant effect with respect to distance from the farms. Although productivity of the ground layer (aboveground standing crop) has been considered an important variable to explain the effects of herbivores (Diaz et al., 2007), we did not find such a relationship in these systems. This is another example of the limitation when extrapolating between different vegetation areas (Olf and Ritchie, 1998).

Grazing management is an old and traditional practice, which is increasingly being abandoned in spite of the European Community subsidies for its preservation. Although some studies have shown a negative effect of grazing on endangered plant species (Campbell and Donlan, 2005; Gangoso et al., 2006; Carrete et al., 2009), these results cannot be freely extrapolated to the effect of traditional grazing systems that exert a low pressure on plant communities. We concluded that extensive grazing (as carry-out in La Palma) can be a viable way of managing ecosystem sustainability, due to its effects in maintaining species richness and plant community structure (Torrano and Valderrábano, 2004). Some institutions of the Canary Islands Government consider goat grazing as both a traditional and necessary activity, as most local and rural economies depend on it. Because of this, and in order to avoid the disappearance of this activity, we recommend the maintenance and promotion of goat grazing in these vegetation stands while controlling grazing pressure, as a way of preserving landscape uses, cultural values and biodiversity.

Acknowledgments

This project has been funded by the Consejería de Agricultura of the Cabildo de La Palma. Aurelio Acevedo, Luis Bethencourt, Javier Méndez, Alfonso Peña, Ángel Rebolé and Isabel Saro, participated in the fieldwork. We also thank the Spanish Ministry of Science and Innovation for the FPU

scholarship to Silvia Fernández Lugo. The first author also thanks the Universidad de La Laguna through the ULL - Research Support Program and the Spanish Ministry of Science and Innovation for the research program support I+D Project: CGL2006-06471. We are grateful to the farmers who collaborated in this project and facilitated access to their grazing areas. We appreciate the criticism and suggestions that highly improved the quality of this manuscript provided by two anonymous reviewers as well as the comments and time dedicate to improve the manuscript of the editor Dr. R.A. Congdon.

References

- Acebes, J.R., del Arco, M., García, A., León, M.C., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Wildpret, W., Martín, V.E., Marrero, M.C., Rodríguez, L., 2004. Pteridophyta, Spermatophyta, in: Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N., Arechavaleta, M. (Eds.), Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial de Canarias, S/C de Tenerife, Spain, pp. 96-143.
- Amills, M., Capote, J., Tomàs, A., Kelly, L., Obexer-Ruff G., Angiolillo, A., Sanchez, A., 2004. Strong phylogeographic relationships among three goat breeds from the Canary Islands. *J. Dairy Res.* 71, 257-262.
- Arévalo, J.R., China, E., Barquín, E., 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 128, 291-296.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Fernández-Palacios, J.M., 2008. Changes in species composition and litter production in response to anthropogenic corridors in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Plant Biosyst.* 142, 614-622.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M., Fernández-Palacios, J.M., 2005. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspect. Plant Ecol.* 7, 185-202.
- Bermejo L.A., Mata J., de Nascimento L., 2010. Plan integral de gestión del pastoreo en los espacios naturales protegidos de la isla de La Palma. Report. Consejería de Agricultura del Cabildo de La Palma – Universidad de La Laguna.
- Biondini, M.E., Patton, B.D., Nyren, P.E., 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecol. Appl.* 8, 469-479.

- Brinkmann, K., Patzelt, A., Dickhoefer, U., Schlecht, E., Buerkert, A., 2009. Vegetation patterns and diversity along an altitudinal and a grazing gradient in the Jabal al Akhdar mountain range of northern Oman. *J. Arid. Environ.* 73, 1035-1045.
- Briske, D.D., Noy-Meir, I., 1998. Plant response to grazing: a comparative evaluation of annual and perennial grasses, in: Papamastasis, V.P., Peter, D. (Eds.), *Ecological Basis of Livestock Grazing in Mediterranean Ecosystems*. European Commission, Science. Research and Development, Luxembourg, pp. 13-26.
- Boletín Oficial de Canarias, 2010. Catálogo Canario de especies protegidas. Ley 4/2010.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Tofts, R., 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *J. Appl. Ecol.* 38, 253-267.
- Carrete, M., Serrano, D., Illera J.C., López G., Vögeli M., Delgado A., Tella, J., 2009. Goats, birds, and emergent diseases: apparent and hidden effects of exotic species in an island environment. *Ecol. Appl.* 19, 840-853.
- Campbell, K.J., Donlan, C.J., 2005. A review of feral goat eradication on islands. *Conserv. Biol.* 19, 62-74.
- Casado, M.A., Castro, I., Ramírez-Sanz, L., Costa-Tenorio, M., de Miguel, J.M., Pineda, F.D., 2004. Herbaceous plant richness and vegetation cover in Mediterranean grasslands and shrublands. *Plant Ecol.* 170, 83-91.
- Castro, H., Frietas, H., 2009. Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *J. Arid. Environ.* 73, 506-511.
- Curtin, C.G., 2002. Livestock grazing, rest, and restoration in arid landscapes. *Conserv. Biol.* 16, 840-842.
- Daget, P., Poissonet, J., 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Citres d'application. *Ann. Agron.* 22, 5-41.
- de Bello, F., Lepš, J., Sebastià, M.T., 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *J. Veg. Sci.* 18, 25-34.
- del Arco, M.J., Wildpret, W., Pérez, P.L., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Acebes, J.R., García, A., Martín, V.E., Reyes, J.A., Salas, M., Díaz, M.A., Bermejo, J.A., González, R., Cabrera, M.V., García, S. 2006. Mapa de vegetación de Canarias. GRAFCAN, Santa Cruz de Tenerife, Spain.
- del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M.A., Acosta, B., de Miguel, J.M., 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *J. Veg. Sci.* 6, 791-798.

- Donaghy, D.J., Fulkerson, W.J., 1997. The importance of water-soluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne* (L.). *Grass Forage Sci.* 52, 401-407.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, Ch., Sternberg, G.R., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B., 2007. Plant traits responses to grazing: a global synthesis. *Global Change Biol.* 13, 313-341.
- Ellis, J.E., Swift, D.M., 1988. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *J. Range Management* 41, 450-459.
- Ellis, J.E., Coughenour, M.B., Swift D.M. 1993. Climate variability, ecosystem stability and the implications for range and livestock development, in: Behnke, R.H., Scoones, I., Kerven, C., (Eds.), *Range Ecology at Disequilibrium: New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Nottingham, Overseas Development Institute London, pp. 31-41.
- Escuder, A., Fernández G., Capote, J., 2006. Characterization of Palmera dairy goats' production systems. *Options Méditerranéennes* 70, 95-100.
- Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M., Bermejo, L.A., Arévalo, J.R. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after four years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 132, 276-282.
- Fernández-Palacios, J.M., de Nicolás, J.P., 1995. Altitudinal pattern of vegetation variation on Tenerife. *J. Veg. Sci.* 6, 183-190.
- Franklin, S.B., Robertson, P.A., Fralish, J.S., Kettler, S.M., 1993. Overstory vegetation and successional trends of Land Between The Lakes, USA. *J. Veg. Sci.* 4, 509-520.
- Gangoso, L., Donazar, J., Scholz, S., Palacios, C.J., Hiraldo, F., 2006. Contradiction in conservation of island ecosystems: plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodivers. Conserv.* 15, 2231-2248.
- Gillen R.L., Sims P.L., 2006. Stocking rate and weather impacts on sand sagebrush and grasses: a 20-year record. *Rangeland Ecol. Manag.* 59, 145-152.
- GRAFCAN [homepage on the internet]. Mapa de Vegetación, La Palma (2002/2003). Available from: <http://www.idecan.grafcan.es> (accessed January 11, 2009).
- Grime, J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd edition. John Wiley and Sons, Chichester.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22, 477-503.

- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren, O.F.R., 198. Data analysis in community landscape ecology, Pudoc, Wageningen.
- Martínez, A.M., Acosta J., Vega-Pla, J.L., Delgado, J.V., 2006. Analysis of the genetic structure of the Canary goat populations using microsatellites. *Livest. Sci.*102, 140-145.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino [homepage on the internet]. Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996). Available from: http://www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/banco_datos/info_disponible/ifn2.htm (accessed January 11, 2009).
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecol. Monogr.*63, 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grasslands community structure. *Am. Nat.* 132, 87-106.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean grasslands plants to grazing and protection. *J. Ecol.* 77, 290-310.
- Olf, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 261-265.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., Smit, R., 1999. Associational resistance of plants to herbivory may lead to shifting mosaics in grazed woodlands. *Plant Biol.* 1, 127-137.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *J. Ecol.* 92, 297-309.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B.J., Parks, C.G., Rew, L.J., Seipel, T., 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations? *Front. Ecol. Environ.* 9, 479-486.
- Palmer, M. W., 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74, 2215-2230.
- Perevolotsky, A., Seligman, N.G., 1999. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48, 1007-1017.
- Patón, D., Zaballos, T., Tovar, J., 1995. Ecología del comportamiento del ganado vacuno Retinto en pastoreo. Relaciones entre intensidad de uso, diversidad ecológica y composición botánica del pastizal. *Archivos de Zootecnia* 44, 303-315.
- Pimentel, D., 2002. *Biological Invasions: Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

- Porta, J., Lopez-Acevedo, M., Rodríguez, R., 1986. Técnicas y experimentos en edafología. COEAC, Barcelona, Spain.
- Pueyo, Y., Alados, C.L., Ferrer, C., 2003. Bidiversidad, grado de cobertura y estructura espacial de las comunidades de palmitar del Sureste Ibérico (Parque Natural del Cabo de Gata-Níjar) a lo largo de un gradiente de pastoreo. Proc. XLIII Reunión científica SEEP, Granada, Spain, pp.701-706.
- Rodríguez, A., Mora, J.L., 2000. El Suelo, in: Morales, G., Pérez, R. (Eds.), Gran Atlas Temático de Canarias. Interinsular Canarias, S/C de Tenerife, Spain, pp. 107-120.
- SPSS, 1986. SPSS/PC+ V.6.0. Base manual. SPSS Inc., Chicago, IL.
- Stohlgren, T.J., Schnell, L.D., Vanden Heuvel, B., 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands. *Ecol. Appl.* 9, 45-64.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY..
- Torrano, L., Valderrábano, J., 2004. Review. Impact of grazing on plant communities in forestry areas. *Spanish J. Agr. Res.* 2, 93-105.
- Tzanopoulos, J., Mitchley, J., Pantis, J.D., 2007. Vegetation dynamics in abandoned crop fields on a Mediterranean island: Development of succession model and estimation of disturbance thresholds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 120, 370-376.
- Vesk, P.A., Leishman, M.R., Westoby, M., 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *J. Appl. Ecol.* 41, 22-31.
- White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229-299.
- Zhang, J., Dong, Y., 2009. Effects of grazing intensity, soil variables, and topography on vegetation diversity in the subalpine meadows of the Zhongtiao Mountains, China. *Rangeland J.* 31, 353-360.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd ed. Prentice-Hall International, Englewood Cliffs, NJ, USA.

Appendix: Plant species recorded during this study (three years) ranked by their abundance (abun.) calculated as their percentage out of the total of plants in all sampled transects. Species are classified by life forms (A=annual, P=perennial, H=herbaceous, W=woody) and origin (E=endemic, N=ative, A=alien).

Species name	Code	Life	Origin	Abun.
<i>Brachypodium distachyon</i>	Bracdist	AH	N	49.22
<i>Bituminaria bituminosa</i>	Bitubitu	W	N	39.92
<i>Avena barbata</i>	Avenbarb	AH	N	25.58
<i>Hyparrhenia hirta</i>	Hypahirt	PH	N	24.81
<i>Bromus rigidus</i>	Bromrigi	AH	N	22.87
<i>Pinus canariensis</i>	Pinucana	W	E	22.87
<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	Hedyrhag	AH	N	22.09
<i>Micromeria herpyllomorpha</i>	Micrherp	W	E	21.32
<i>Briza máxima</i>	Brizmaxi	AH	N	19.77
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	Champrol	W	E	18.22
<i>Echium brevirame</i>	Echibrev	W	E	17.83
<i>Ornithopus compressus</i>	Ornicomp	AH	N	16.67
<i>Lotus hillebrandii</i>	Lotuhill	PH	E	15.89
<i>Tuberaria guttata</i>	Tubegutt	AH	N	15.89
<i>Galium parisiense</i>	Galipari	AH	N	15.50
<i>Rumex lunaria</i>	Rumeluna	W	E	15.50
<i>Silene gallica</i>	Silegall	AH	N	15.50
<i>Adenocarpus foliolosus</i>	Adenfoli	W	E	13.18
<i>Plantago lagopus</i>	Planlago	AH	N	13.18
<i>Anagallis arvensis</i>	Anagarve	AH	N	12.79
<i>Calendula arvensis</i>	Calearve	AH	N	12.79
<i>Vulpia myuros</i>	Vulpmyur	AH	N	12.79
<i>Phagnalon umbelliforme</i>	Phagumbe	W	E	12.40
<i>Vicia disperma</i>	Vicidisp	AH	N	12.40
<i>Aristida adscensionis</i>	Arisadsc	AH	N	12.02
<i>Asphodelus ramosus</i>	Asphramo	PH	N	12.02
<i>Silene vulgaris</i>	Silevulg	PH	N	12.02
<i>Cistus symphytifolius</i>	Cistsymp	W	E	11.63
<i>Euphorbia lamarckii</i>	Euphlama	W	E	11.63
<i>Foeniculum vulgare</i>	Foenvulg	PH	N	11.63
<i>Pteridium aquilinum</i>	Pteraqui	PH	N	11.63
<i>Rubia fruticosa</i>	Rubifrut	W	N	11.63
<i>Sherardia arvensis</i>	Sherarve	PH	N	11.63
<i>Aira caryophyllea</i>	Airacary	AH	N	11.24
<i>Retama rhodorhizoides</i>	Retarhod	W	E	10.85
<i>Vicia lutea</i>	Vicilute	AH	N	10.85
<i>Notholaena marantae</i>	Nothmara	PH	N	10.47
<i>Trifolium arvense</i>	Trifarve	AH	N	10.08
<i>Galactites tomentosa</i>	Galatome	AH	N	8.91
<i>Cynosurus echinatus</i>	Cynoechi	AH	N	8.53
<i>Kleinia neriifolia</i>	Kleineri	W	E	8.53
<i>Stachys arvensis</i>	Stacarve	AH	N	8.53
<i>Trifolium scabrum</i>	Trifscab	AH	N	8.14

Species name	Code	Life	Origin	Abun.
<i>Leontodon taraxacoides</i>	Leontara	AH	A	7.75
<i>Mercurialis annua</i>	Mercannu	AH	N	7.75
<i>Vicia sativa</i>	Vicisati	AH	N	7.75
<i>Galium aparine</i>	Galiapar	AH	N	7.36
<i>Geranium robertianum</i>	Gerarobe	AH	N	7.36
<i>Opuntia máxima</i>	Opunmaxi	W	A	7.36
<i>Polycarpaea divaricata</i>	Polydiva	PH	N	7.36
<i>Bromus tectorum</i>	Bromtect	AH	N	6.98
<i>Trifolium campestre</i>	Trifcamp	AH	N	6.98
<i>Adenocarpus viscosus</i>	Adenvisc	W	E	6.59
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Cencgili	PH	N	6.59
<i>Convolvulus althaeoides</i>	Convalth	PH	N	6.59
<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	Wahllobe	AH	N	6.59
<i>Phagnalon saxatile</i>	Phagsaxa	W	N	6.20
<i>Torilis arvensis</i>	Toriarve	AH	N	6.20
<i>Vitis vinífera</i>	Vitivini	W	A	6.20
<i>Erica arborea</i>	Ericarbo	W	N	5.81
<i>Lobularia canariensis</i>	Lobucana	PH	E	5.81
<i>Bidens pilosa</i>	Bidepilo	AH	A	5.43
<i>Geranium purpureum</i>	Gerapurp	AH	N	5.43
<i>Hirschfeldia incana</i>	Hirsinca	AH	N	5.43
<i>Lavandula canariensis</i>	Lavacana	W	E	5.43
<i>Scorpiurus muricatus</i>	Scormuri	AH	A	5.04
<i>Echium plantagineum</i>	Echiplan	AH	N	4.65
<i>Lathyrus clymenum</i>	Lathclym	AH	A	4.65
<i>Sanguisorba megacarpa</i>	Sangmega	PH	N	4.65
<i>Sonchus oleraceus</i>	Soncoler	AH	N	4.65
<i>Trifolium stellatum</i>	Trifstel	AH	N	4.26
<i>Erodium malacoides</i>	Erodmala	AH	N	3.88
<i>Lathyrus tingitanus</i>	Lathting	AH	A	3.88
<i>Launaea nudicaulis</i>	Launnudi	AH	N	3.88
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	Petrnant	AH	N	3.88
<i>Carlina falcata</i>	Carlfalc	W	E	3.49
<i>Castellia tuberculosa</i>	Casttube	AH	N	3.49
<i>Myrica faya</i>	Myrifaya	W	N	3.49
<i>Pallenis spinosa</i>	Pallspin	AH	N	3.49
<i>Trisetum paniceum</i>	Trispani	AH	N	3.49
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Anthodor	PH	N	3.10
<i>Geranium molle</i>	Geramoll	AH	N	3.10
<i>Medicago polymorpha</i>	Medipoly	AH	N	3.10
<i>Pericallis papyracea</i>	Peripapy	PH	E	3.10
<i>Aeonium spathulatum</i>	Aeonspat	PH	E	2.71
<i>Bystropogon origanifolius</i>	Bystorig	PH	E	2.71
<i>Logfia gallica</i>	Logfgall	AH	N	2.71
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	Polytetr	AH	N	2.71
<i>Rumex acetosella</i>	Rumeacet	PH	A	2.71
<i>Sonchus hierrensis</i>	Sonchier	W	E	2.71

Species name	Code	Life	Origin	Abun.
<i>Tolpis barbata</i>	Tolpbarb	AH	N	2.71
<i>Tolpis laciniata</i>	Tolplaci	PH	E	2.71
<i>Lolium rigidum</i>	Lolirigi	AH	N	2.33
<i>Ononis hesperia</i>	Ononhesp	AH	N	2.33
<i>Schizogyne sericea</i>	Schiseri	W	N	2.33
<i>Trifolium subterraneum</i>	Trifsubt	AH	N	2.33
<i>Urospermum picroides</i>	Urospicr	AH	N	2.33
<i>Achyranthes aspera</i>	Achyaspe	PH	A	1.94
<i>Ebingeria elegans</i>	Ebineleg	PH	N	1.94
<i>Hypochoeris glabra</i>	Hypoglab	AH	N	1.94
<i>Lupinus angustifolius</i>	Lupiangu	AH	A	1.94
<i>Medicago minima</i>	Medimini	AH	N	1.94
<i>Trifolium striatum</i>	Trifstri	AH	N	1.94
<i>Lolium perenne</i>	Lolipere	PH	A	1.55
<i>Misopates orontium</i>	Misooron	AH	N	1.55
<i>Muscari comosum</i>	Musccomo	PH	N	1.55
<i>Stipa capensis</i>	Stipcape	AH	N	1.55
<i>Todaroa aurea</i>	Todaaure	PH	E	1.55
<i>Trifolium angustifolium</i>	Trifangu	AH	N	1.55
<i>Trifolium glomeratum</i>	Trifglom	AH	N	1.55
<i>Arrhenatherum elatius</i>	Arrhelat	AH	N	1.55
<i>Cerastium glomeratum</i>	Ceraglom	AH	N	1.55
<i>Cosentinia vellea</i>	Cosevell	AH	N	1.55
<i>Erodium botrys</i>	Erodbotr	PH	N	1.55
<i>Ficus carica</i>	Ficucari	W	A	1.55
<i>Hypericum grandifolium</i>	Hypegran	W	N	1.55
<i>Linum usitatissimum</i>	Linuusit	AH	A	1.55
<i>Asterolinon linum-stellatum</i>	Astelinu	AH	N	1.16
<i>Avena sterilis</i>	Avenster	AH	N	1.16
<i>Bromus Rubens</i>	Bromrube	AH	N	1.16
<i>Rumex maderensis</i>	Rumemade	W	N	1.16
<i>Sideritis barbellata</i>	Sidebarb	W	E	1.16
<i>Cuscuta planiflora</i>	Cuscplan	AH	N	1.16
<i>Drusa glandulosa</i>	Drusglan	PH	N	1.16
<i>Erodium cicutarium</i>	Erodcicu	AH	N	1.16
<i>Gladiolus italicus</i>	Gladital	PH	N	1.16
<i>Lathyrus sphaericus</i>	Lathspha	AH	N	1.16
<i>Linum trigynum</i>	Linutrig	AH	N	1.16
<i>Periploca laevigata</i>	Perilaev	W	N	1.16
<i>Aeonium nobile</i>	Aeonnobi	PH	E	0.78
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Arenserp	AH	N	0.78
<i>Avena fatua</i>	Avenfatu	AH	N	0.78
<i>Brachypodium arbuscula</i>	Bracarbu	PH	E	0.78
<i>Briza minor</i>	Brizmino	AH	N	0.78
<i>Centaurea melitensis</i>	Centmeli	AH	N	0.78
<i>Daucus carota</i>	Dauccaro	AH	N	0.78
<i>Echium webbii</i>	Echiwebb	W	E	0.78

Species name	Code	Life	Origin	Abun.
<i>Filago sp.</i>	Filasp.	AH	N	0.78
<i>Geranium rotundifolium</i>	Gerarotu	AH	N	0.78
<i>Linum bienne</i>	Linubien	AH	N	0.78
<i>Medicago truncatula</i>	Meditrun	AH	N	0.78
<i>Papaver rhoeas</i>	Paparhoe	AH	N	0.78
<i>Piptatherum coeruleascens</i>	Piptcoer	PH	N	0.78
<i>Piptatherum miliaceum</i>	Piptmili	PH	N	0.78
<i>Prunus dulcis</i>	Prundulc	W	A	0.78
<i>Scilla haemorrhoidalis</i>	Scilhaem	PH	E	0.78
<i>Sonchus asper</i>	Soncaspe	AH	N	0.78
<i>Tragopogon porrifolius</i>	Tragporr	AH	N	0.78
<i>Vicia tetrasperma</i>	Vicitetr	AH	N	0.78
<i>Ammi majus</i>	Ammimaju	PH	N	0.39
<i>Arbutus canariensis</i>	Arbucana	W	N	0.39
<i>Artemisia thuscula</i>	Artethus	W	E	0.39
<i>Asparagus umbellatus</i>	Aspaumbe	W	N	0.39
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	Asphtenu	AH	N	0.39
<i>Astragalus hamosus</i>	Astrhamo	AH	N	0.39
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	Bracsylv	PH	N	0.39
<i>Bystropogon canariensis</i>	Bystcana	W	E	0.39
<i>Campanula erinus</i>	Camperin	AH	N	0.39
<i>Convolvulus arvensis</i>	Convarve	PH	N	0.39
<i>Dittrichia viscosa</i>	Dittvisc	W	N	0.39
<i>Euphorbia peplus</i>	Euphpepl	AH	N	0.39
<i>Globularia salicina</i>	Globsali	W	E	0.39
<i>Hypericum canariense</i>	Hypecana	W	N	0.39
<i>Illecebrum verticillatum</i>	Illevert	AH	N	0.39
<i>Lamarckia aurea</i>	Lamaaure	AH	N	0.39
<i>Linum strictum</i>	Linustri	AH	N	0.39
<i>Lolium canariense</i>	Lolicana	AH	N	0.39
<i>Lolium multiflorum</i>	Lolimult	PH	A	0.39
<i>Malva parviflora</i>	Malvparv	AH	N	0.39
<i>Medicago marina</i>	Medimari	AH	A	0.39
<i>Ononis dentata</i>	Onondent	AH	N	0.39
<i>Ononis mitissima</i>	Ononmiti	AH	N	0.39
<i>Pennisetum setaceum</i>	Pennseta	PH	A	0.39
<i>Plantago afra</i>	Planafra	AH	N	0.39
<i>Plantago webbii</i>	Planwebb	W	E	0.39
<i>Poacea sp.</i>	Poacsp.	AH	N	0.39
<i>Polypodium macaronesicum</i>	Polymaca	PH	N	0.39
<i>Pterocephalus porphyranthus</i>	Pterporp	W	E	0.39
<i>Ranunculus cortusifolius</i>	Ranucort	PH	N	0.39
<i>Rapistrum rugosum</i>	Rapirugo	AH	N	0.39
<i>Scandix pecten-veneris</i>	Scanpect	AH	N	0.39
<i>Scolymus hispanicus</i>	Scolhisp	AH	N	0.39
<i>Senecio vulgaris</i>	Senevulg	AH	N	0.39
<i>Solanum nigrum</i>	Solanigr	AH	N	0.39

Species name	Code	Life	Origin	Abun.
<i>Sonchus sp.</i>	Soncsp.	AH	N	0.39
<i>Torilis nodosa</i>	Torinodo	AH	N	0.39
<i>Trifolium hirtum</i>	Trifhirt	AH	N	0.39
<i>Umbilicus gaditanus</i>	Umbigadi	PH	N	0.39
<i>Vicia ervilia</i>	Viciervi	AH	A	0.39
<i>Vicia pubescens</i>	Vicipube	AH	N	0.39
<i>Vicia cirrhosa</i>	Viciscan	AH	E	0.39
<i>Viola arvensis</i>	Violarve	AH	N	0.39

IV. Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands)

Fernández-Lugo, S.¹, Arévalo, J.R.¹, de Nascimento, L.¹, Mata, J.², Bermejo, L.A.²

¹Island Ecology and Biogeography Group, Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUETSPC), Universidad de La Laguna (ULL), Avda. Astrofísico Francisco Sánchez s/n, 38206 La Laguna (Tenerife), Spain.

²Department of Agricultural Engineering, Production and Economy, Universidad de La Laguna (ULL), Technical School of Agricultural Engineering, Ctra. de Geneto nº 2, 38201 La Laguna (Tenerife), Spain.

Abstract

Question: How are semi-natural ecosystems affected by goat grazing regime (heavy, light and long-term abandonment)?

Location: Anaga Rural Park, Tenerife Island, Canary Islands (Spain).

Methods: We evaluated plant species composition, diversity and structure (frequencies of functional groups based on growth form and bare ground) for the three goat grazing regimes using 63 permanent point-quadrat transects. The effect of orientation (northern vs. southern slope) was also analysed. Data were collected in the spring during each year from 2001 to 2005.

Results: Grazing regime affected the studied functional groups differently. The frequency of annual grasses was higher in the heavily grazed areas, shrubs decreased sharply from abandoned to heavily grazed areas, and shrub legumes appeared less abundant in the lightly grazed transects. An interaction between grazing regime and orientation affected some functional groups. Grazing led to higher plant diversity, and did not affect the frequency of bare ground or native and endemic species. There were no strong differences in species composition among the three grazing regimes. However, species composition in abandoned areas was characterised by a higher abundance of late successional and endemic shrub species, while herbaceous species typical of pastures were more common in the grazed areas.

Conclusions: Grazing regimes noticeably affect the composition and structure of the vegetation of semi-natural ecosystems but do not result in a complete turnover in species composition. Goat grazing is beneficial for maintaining traditional open agroecosystems; however, controlling the grazing intensity can avoid negative effects on the vegetation, particularly the sharp reduction in shrub and palatable species. Some abandoned areas

should be maintained to preserve grazing-sensitive endemic shrub species in these Canarian semi-natural ecosystems.

Key words: Diversity; Endemic species; Functional groups; Rural Park; Species composition; Traditional management.

Nomenclature: Canary Islands checklist of wild species (Acebes *et al.*, 2010).

Introduction

The effects of grazing on ecosystems are highly dependent on variables such as the evolutionary history of grazing (Milchunas et al. 1988), productivity (Osem et al. 2002, 2004), grazing intensity (Milchunas & Lauenroth 1993), climate (de Bello et al. 2007), ecosystem types (Alados et al. 2004) and soil fertility (Proulx & Mazumder 1998). Owing to this variability, different studies have shown contradictory responses of plant communities to grazing (Olf & Ritchie 1998), and it has been difficult to generalise regarding the effects of grazing on ecosystems and species. Some researchers advocate the elimination of grazing to promote ecosystem conservation (e.g., Hill et al. 1998; Fraser & Chisholm 2000). In contrast, others see grazing as the only way to preserve traditional agroecosystems (e.g., Perevolotsky & Seligman 1998; Peco et al. 2006).

The situation in the Canary Islands reflects the dichotomy described above. Some researchers suggest that the maintenance of goat grazing is highly desirable for agroecosystem conservation (Arévalo et al. 2007, 2011 a, b; Fernández-Lugo et al. 2009, 2011), while others argue that grazing is responsible for the degradation of plant communities and leads to endemic plant extinction (Nogales et al. 1992; Rodríguez-Piñero & Rodríguez-Luengo 1993; Carrete et al. 2009; Garzón-Machado et al. 2010). These discrepancies can be attributed to the following three sources. First, a broad range of climatic conditions exist on the Canary Islands, varying from arid to humid, and these conditions shape the responses of the plant communities to grazing (Milchunas et al. 1988; Osem et al. 2002). Second, alternative management regimes (i.e., intensive *vs.* extensive systems or heavy *vs.* light grazing) exert varying degrees of pressure on the ecosystems, thus influencing grazing effects (Milchunas & Lauenroth 1993). Finally, the studies cited above were performed in both natural and semi-natural managed ecosystems. Natural ecosystems are characterised by a high proportion of endemic plant species that have evolved with almost no

herbivore pressure and may not have become adapted to it (Atkinson 2001); such species generally benefit from the removal of grazers. In comparison, sensitive endemic species have largely disappeared from semi-natural ecosystems due to anthropic activity. These semi-natural managed ecosystems are now dominated by native herbaceous species and shrubs, mainly of a Mediterranean origin (Santos 2001; del Arco et al. 2010), which may be tolerant to grazing and may depend on grazing for diversity maintenance (Perevolotsky & Seligman 1998).

The Canarian Law of Natural Protected Areas (Gobierno de Canarias 1994) recognises the importance of managed landscapes through the Rural Park Protection Scheme, whose aim is to conserve and promote traditional activities (e.g., extensive grazing and agriculture) and the landscapes that have evolved from them. Furthermore, extensive grazing is considered to be an ecosystem service and is subsidised by the European Community by means of Agri-Environmental Policies (Commission of the European Communities 2001). As the effects of grazing on ecosystems are controversial, particularly in sensitive island communities (Donlan et al. 2002), it is necessary to analyse how semi-natural ecosystems are affected by traditional management. A useful approach is to evaluate how they are affected by grazing intensity, which is one of the main factors that shape managed ecosystems (Milchunas & Lauenroth 1993), and how they respond to the abandonment of traditional grazing, which is a recognised threat to agroecosystems (Perevolotsky & Seligman 1998).

In this study, we characterized the species composition, diversity and structure of heavily and lightly grazed and long-term abandoned semi-natural ecosystems in a Rural Park. We hypothesised that grazing can cause negative effects on plant communities, such as the disappearance of endemic species, the decrease of native plant diversity and the increase in the amount of bare ground, depending on the grazing intensity.

Furthermore, we hypothesized that the long-term abandonment of goat grazing leads to a higher abundance of endemic and sensitive shrub species.

Materials and methods

Study site

The study was performed in Anaga Rural Park, in the north-eastern sector of the island of Tenerife, Canary Islands (28° 19'N, 16° 34'W). The park encompasses a seven to eight million-year-old basaltic massif that covers a total of 14 224 ha and spans an altitudinal range from sea level to 1024 m above sea level. The park is characterised by a complex topography that is dominated by ravines, valleys and cliffs. The climate is Mediterranean, with a dry season in the summer and a humid one in the winter and spring. The mean annual temperature is approximately 15 °C, and the mean annual precipitation is 425 mm. The rainfall is very irregular, ranging from less than 300 mm in the lower part of the altitudinal gradient to 900 mm in the upper part. The climate is influenced by the trade winds, which produces a “sea of clouds” on the windward slopes and wetter conditions in the northern than in the southern slopes. The main soil types are leptosols and cambisols (Rodríguez & Mora 2000).

The major potential vegetation types in the park are coastal shrubland, which includes *cardón* shrubland (*Euphorbia canariensis*); thermophilous woodland, characterised by *Juniperus turbinata* subsp. *canariensis*, *Olea cerasiformis*, and *Pistacia atlantica*; dry laurel forest dominated by *Apollonias barbujana*, *Arbutus canariensis*, *Picconia excelsa* and *Visnea mocanera*; and humid laurel forest, in which the most common species are *Ilex canariensis*, *Laurus novocanariensis* and *Persea indica* (del Arco et al. 2006, 2010). These vegetation types were degraded to varying degrees following the arrival of humans on the islands. Most areas of the park are now occupied by shrublands, with species such as *Artemisia thuscula*, *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Euphorbia lamarckii*, *Globularia salicina*, *Micromeria varia* and *Rumex lunaria*; perennial

grasslands, dominated by *Cenchrus ciliaris* and *Hyparrhenia hirta*; or herbaceous communities, characterised by the presence of *Echium plantagineum*, *Galactites tomentosus* and *Trachynia distachya* (del Arco et al. 2006, 2010).

Only 22% of the total area of the park is currently under grazing management. Continuous or rotational management strategies are dominant, with an average stocking rate of 0.14 Animal Units per hectare (AU ha⁻¹), and caprine livestock accounts for 98% of the animal farming (Bermejo 2003). The goats in the park belong to genetically differentiated Canarian breeds (Martínez et al. 2006) that have evolved since the introduction of the species by the earliest human inhabitants of the islands (ca. 2600 years ago; Cabrera 2001). As in other developed regions of the world during the second half of the twentieth century, processes such as the intensification of livestock production, the depopulation of rural areas and littoralisation have led to the abandonment of many traditionally managed areas of the park (Bermejo 2003).

Experimental design

Areas under extensive goat grazing management throughout the Anaga Rural Park were identified by conducting interviews with farmers and by direct field observations. These areas were mapped using ArcGIS (version 9.0, ESRI, Redlands, CA, USA), and their stocking rates were calculated using the method of Paladines (1992). The areas were classified as heavily grazed (stocking rate higher than 0.07 AU ha⁻¹) or lightly grazed (stocking rate lower than 0.07 AU ha⁻¹). On the basis of interviews with farmers and the information provided by the park managers, we are confident that the managed areas have been under the same regimes for the past 20-30 years. Areas in which grazing had not taken place for at least 20 years were also identified (Figure 1). Although only fences can guarantee the absence of goats, during the study period, we did not find any evidence

of grazing in the abandoned areas, and the park management office received no reports of the presence of feral goats in the long-term abandoned sites.

A total of 63 permanent point-quadrat transects (Daget & Poissonet 1995), each 30 m long, were randomly located throughout the park, with 21 transects in each grazing class. All transects were permanently marked and georeferenced with fixed UTM coordinates and a fixed orientation. Intersection with the potential vegetation map of Tenerife (GRAFCAN 1998) using ArcGIS revealed that all the treatments were similarly distributed in the areas of potential coastal shrubland, thermophilous woodland and dry laurel forest. The abiotic variables of altitude and distances from each transect to the nearest roads, farms, urban nuclei and streams were calculated using ArcGIS to search for differences in these factors across treatments that might mask grazing effects. The heavily grazed areas were located mainly in the south of the park, while the lightly grazed areas were more common in the north. Since orientation (aspect) was beyond our control, it was also included in the analyses.

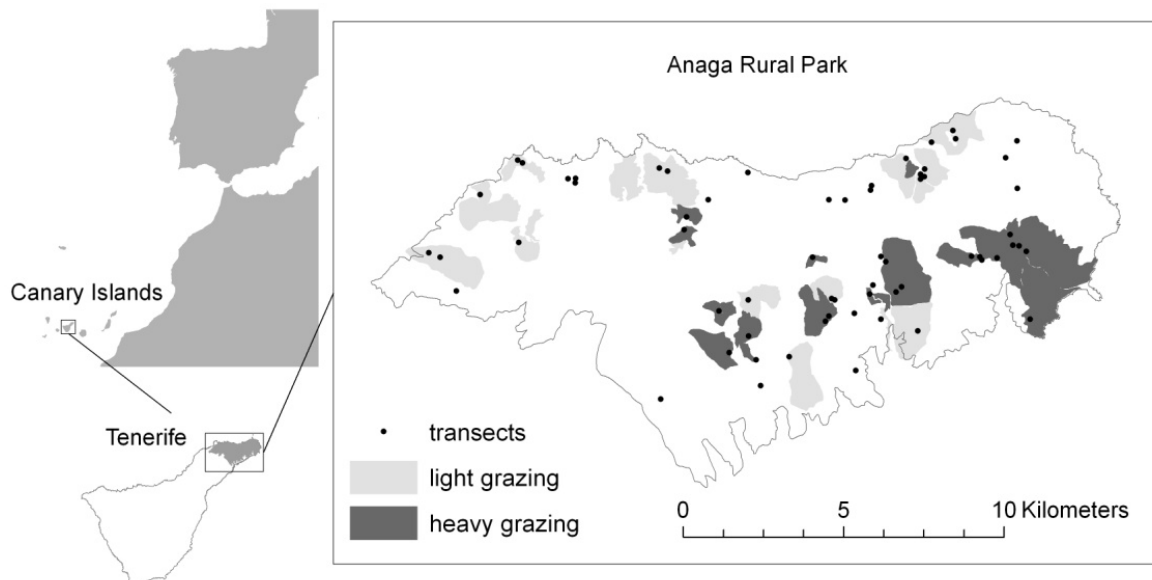


Figure 1: Maps of the Canary Islands, Tenerife Island and Anaga Rural Park showing the different grazing areas. Transects that are not included in a coloured polygon belong to abandoned areas.

In each transect, point samples were taken every 0.3 m (i.e., there were 100 points per transect), and the frequency of each plant species (the total number of points in which a species appeared divided by the 100 points of the transect) was calculated. To evaluate the changes in the structure of plant communities, the frequencies of seven functional groups and of bare ground were determined. The functional groups were based on growth forms that have been shown to reflect grazing effects on vegetation (Lavorel et al. 1997; McIntyre & Lavorel 2001; Pueyo et al. 2006). The other structural characteristics that were measured were the richness (species number) and the Smith and Wilson evenness index (Smith & Wilson 1996). The origin of each species (endemic to the Canary Islands, native or introduced) was also recorded as an important variable related to ecosystem conservation. Data were collected in the spring (April-May), when most of the species were likely to occur in the study area, each year from 2001 to 2005. Precipitation data were provided by the Spanish State Agency of Meteorology (Figure 2).

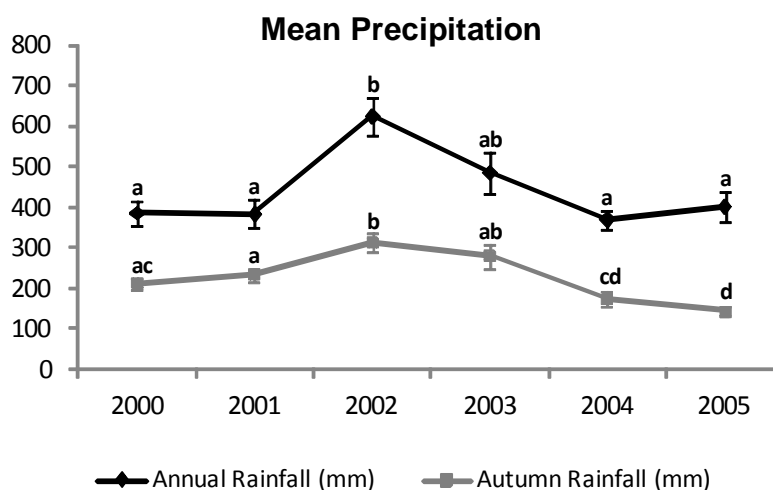


Figure 2: Mean precipitation from 11 sites in Anaga Rural Park during the study years. Information provided by the State Agency of Meteorology (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino), Spain. Missing data for several months were replaced by averaged values. Bars indicate standard error (S.E.). Different letters above the bars indicate significant differences (one-way permutational ANOVA, 9999 permutations, $p < 0.05$; Pair-wise t test, $p < 0.05$).

Statistical analysis

We performed a one-way distance-based permutational ANOVA (Anderson et al. 2008) for the comparison of altitude and of distances to the nearest roads, farms, urban nuclei and streams between the three grazing regimes (abandoned, heavily grazed and lightly grazed areas). A three-way permutational repeated measures ANOVA (Anderson et al. 2008) was fitted, with grazing regime, orientation, and year (five repeated measures) provided as factors, to test the abundance of functional groups, species richness, evenness, frequency of bare ground and origin of the species. When the effect of orientation was not significant (as indicated by a p -value > 0.25 to prevent type II error; Anderson et al. 2008), it was pooled, and a two-way permutational ANOVA with grazing regime and year as factors was fitted. This procedure was performed for shrub legumes, annual grasses, species richness, diversity and frequency of bare ground. Pairwise *a posteriori* comparisons using t -statistics were applied to significant factors and interactions. The analyses were based on Euclidean distances of the raw data, with p -values ($p < 0.05$) obtained with 9999 permutations and the Monte Carlo Correction when necessary. Primer 6 and Permanova + (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK) was used to perform all PERMANOVA statistical procedures.

We applied pCCA (partial Canonical Correspondence Analysis) using CANOCO (version 4.5, Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA) to examine how species composition (raw frequency data) changed as a function of grazing regimes. Preliminary PERMANOVA showed that orientation and year affected species composition. Therefore, we included these factors as covariables to isolate the grazing regime effects (Lepš & Šmilauer 2003). Study year was used as a covariable instead of rainfall data because the rainfall series were incomplete in most cases, and were thus considered insufficient for the analysis. We used a Monte Carlo permutation

test (9999 permutations, $p < 0.05$) to evaluate the significance of the grazing regimes and the constrained ordination axes (Lepš & Šmilauer 2003).

Results

Altitude, distances to roads, urban nuclei and streams did not differ significantly between the transects under different grazing regimes (Figure 3). Abandoned transects were farther away from farms than were grazed transects (Figure 3).

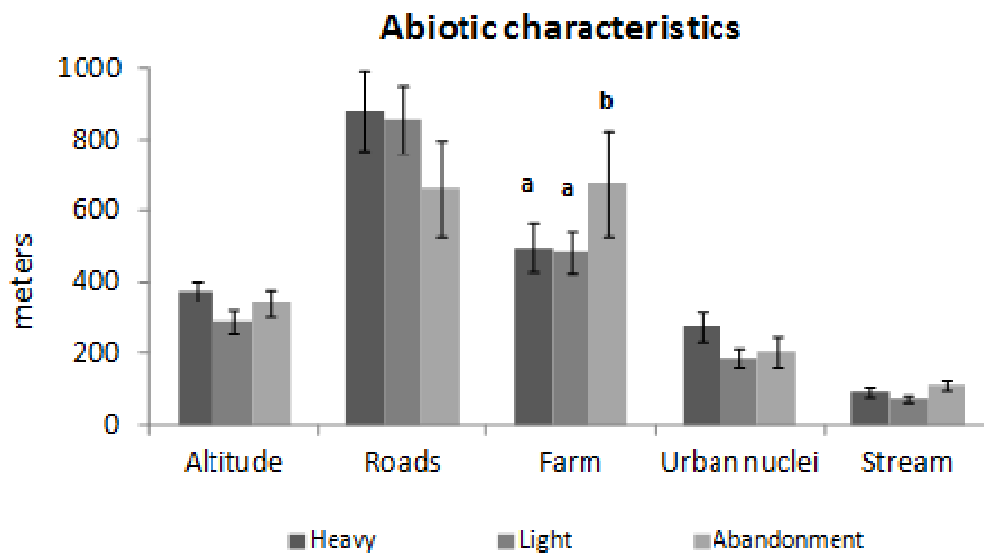


Figure 3: Mean values for the environmental and anthropogenic characteristics of the areas under different grazing regimes (heavy, light, and abandonment): altitude (m above sea level) and distances (m) to roads, farms, urban nuclei and streams. Bars indicate standard error (S.E.). Different letters above the bars indicate significant differences (one-way permutational ANOVA, 9999 permutations, $p < 0.05$; Pair-wise t test, $p < 0.05$). Canarian shrublands, Tenerife, Anaga Rural Park.

Grazing regime affected the studied functional groups differently (Table 1). Annual grasses, shrubs and shrub legumes were affected only by grazing regime. The frequency of annual grasses was higher in the heavily grazed areas, shrubs decreased sharply from abandoned to heavily grazed areas, and shrub legumes were less abundant in lightly grazed transects (Table 1). There were some complex interactions that suggested grazing effects differed in direction depending on orientation in the case of annual legumes, perennial forbs and perennial grasses (Figure 4). Perennial forbs were also affected by the year of study, and annual forbs were affected by

orientation and year of study. Annual legumes were affected by orientation but only in some years (Table 1).

Species diversity was affected by grazing regime, but the frequency of bare ground was not (Table 2). Species richness was higher under heavy grazing, and the evenness index was high in both lightly and heavily grazed areas. Species richness and frequency of bare ground were affected by the study year (Table 2).

Grazing regime did not affect the frequency of endemic and native species (Table 2), although the three-way interaction grazing*orientation*year was significant for introduced species (Figure 4). Native species were affected by orientation and study year, whereas endemic species were affected only by orientation (Table 2).

The pCCA confirmed a significant influence of grazing regimes on species composition, although it explained only 2% of the total inertia of the species data set (Figure 5). The first axis of the pCCA triplot showed a gradient from abandoned to grazed transects; however, the low eigenvalue (0.061) indicated that the gradient was relatively weak. This gradient was related to shrub species (e.g., *Aeonium* spp., *C. monspeliensis*, *Periploca laevigata*, *Sonchus acaulis*, and *Teline canariensis*) that were more abundant in abandoned areas and to herbaceous species typical of pastures (e.g., *Avena* spp., *Briza* spp., *H. hirta*, *Medicago* spp., and *Trifolium* spp.) that were more abundant in grazed areas (Figure 5). However, shrub species such as *C. salicifolia*, *Dittrichia viscosa*, *Echium* spp., *Euphorbia balsamifera*, and *Hypericum* spp. were also common in grazed areas. The second axis, which had a much lower eigenvalue (0.033), showed a gradient from heavily to lightly grazed transects. Species such as *Briza minor*, *Carlina salicifolia*, *Geranium robertianum*, *Oxalis pes-caprae*, and *Scabiosa atropurpurea* were more abundant under heavy grazing, whereas species such as *Medicago italica*, *Medicago littoralis*, and *Trifolium striatum* were more abundant under light grazing (Figure 5). The species composition and functional groups of the studied area are shown in Appendix.

Table 1: Results of permutational-repeated measures ANOVA fitted for functional group frequency. Graz: grazing regime; Or: orientation. Column headings: Annual grasses (25 spp.); Perennial grasses (12 spp.); Annual (non-legume) forbs (74 spp.); Perennial (non-legume) forbs (45 spp.); Annual legumes (24 spp.); Shrub legumes (3 spp.); Non-legume shrubs (67 spp.). Mean frequency and standard error (in parentheses) are given for main factors. Different letters indicating significant differences are given for grazing effect (Pair-wise *t* test, $p < 0.05$).

		Annual grasses	Perennial grasses	Annual forbs	Perennial forbs	Annual legumes	Shrub legumes	Shrubs
Grazing	Heavy	0.172 (0.023) a	0.256 (0.021)	0.141 (0.017)	0.154 (0.016)	0.037 (0.006)	0.104 (0.015) a	0.361 (0.024) a
	Light	0.094 (0.016) b	0.208 (0.024)	0.116 (0.015)	0.056 (0.008)	0.029 (0.006)	0.040 (0.008) b	0.532 (0.028) b
	Aband.	0.080 (0.014) b	0.141 (0.016)	0.111 (0.017)	0.144 (0.023)	0.021 (0.006)	0.113 (0.016) a	0.589 (0.028) c
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.000	0.690	0.530	0.000	0.000	0.000	0.000
Orientation	North	0.081 (0.011)	0.156 (0.018)	0.098 (0.011)	0.124 (0.017)	0.015 (0.003)	0.083 (0.011)	0.573 (0.025)
	South	0.108 (0.018)	0.245 (0.016)	0.147 (0.015)	0.112 (0.011)	0.042 (0.006)	0.088 (0.011)	0.418 (0.020)
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	0.010	0.030	0.010	0.000	-	0.060
Year	2001	0.074 (0.027)	0.175 (0.025)	0.070 (0.017)	0.081 (0.016)	0.000 (0.000)	0.051 (0.012)	0.598 (0.041)
	2002	0.134 (0.027)	0.167 (0.023)	0.133 (0.019)	0.139 (0.023)	0.027 (0.005)	0.077 (0.014)	0.473 (0.032)
	2003	0.158 (0.025)	0.210 (0.028)	0.177 (0.024)	0.169 (0.028)	0.068 (0.011)	0.119 (0.021)	0.490 (0.038)
	2004	0.100 (0.016)	0.227 (0.031)	0.170 (0.027)	0.083 (0.017)	0.042 (0.009)	0.105 (0.021)	0.444 (0.039)
	2005	0.111 (0.022)	0.228 (0.028)	0.062 (0.012)	0.118 (0.026)	0.008 (0.005)		0.465 (0.032)
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.110	0.760	0.010	0.020	0.000	0.050	0.270
Graz*Or	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	0.000	0.270	0.000	0.000	-	0.090
Graz*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.890	0.990	0.930	0.110	0.090	0.780	0.900
Or*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	1.000	0.300	0.160	0.010	-	0.980
Graz*Or*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	0.940	0.750	0.180	0.080	-	0.980

Table 2: Results of permutational-repeated measures ANOVA. Graz: grazing regime; Or: orientation. Column headings: Species richness; Smith and Wilson evenness index; frequency of bare ground; frequency of native (165 spp.), endemic (53 spp.) and introduced (32 spp.) species. Mean frequency and standard error (in parentheses) are given for main factors. Different letters indicating significant differences are given for grazing effect (Pair-wise *t* test, $p < 0.05$).

		Richness	Evenness	Bare Ground	Native	Endemic	Introduced
Grazing	Heavy	16.095 (0.666) a	0.449 (0.009) a	0.259 (0.017)	0.913 (0.047)	0.346 (0.025)	0.090 (0.011)
	Light	13.571 (0.630) b	0.455 (0.011) a	0.270 (0.015)	0.687 (0.041)	0.338 (0.021)	0.047 (0.008)
	Aband.	14.105 (0.420) b	0.420 (0.008) b	0.229 (0.015)	0.758 (0.042)	0.218 (0.020)	0.093 (0.016)
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.000	0.030	0.150	0.530	0.423	0.010
Orientation	North	14.677 (0.427)	0.430 (0.011)	0.244 (0.012)	0.643 (0.031)	0.331 (0.021)	0.089 (0.019)
	South	15.475 (0.524)	0.452 (0.009)	0.262 (0.014)	0.926 (0.037)	0.272 (0.016)	0.064 (0.012)
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	-	-	0.000	0.000	0.000
Year	2001	10.860 (0.454)	0.459 (0.015)	0.290 (0.019)	0.618 (0.047)	0.359 (0.033)	0.073 (0.013)
	2002	15.683 (0.716)	0.461 (0.011)	0.251 (0.019)	0.760 (0.051)	0.301 (0.026)	0.079 (0.015)
	2003	17.952 (0.805)	0.428 (0.011)	0.196 (0.019)	0.996 (0.065)	0.295 (0.031)	0.099 (0.019)
	2004	16.048 (0.855)	0.434 (0.013)	0.246 (0.022)	0.842 (0.055)	0.260 (0.029)	0.068 (0.014)
	2005	12.413 (0.577)	0.424 (0.013)	0.282 (0.021)	0.715 (0.055)	0.287 (0.030)	0.064 (0.018)
	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.000	0.120	0.010	0.010	0.565	0.040
Graz*Or	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	-	-	0.860	0.674	0.020
Graz*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	0.690	0.710	0.220	0.990	0.898	0.060
Or*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	-	-	0.430	0.796	0.060
Graz*Or*Year	<i>p</i> (<i>perm</i>)	-	-	-	0.990	0.999	0.040

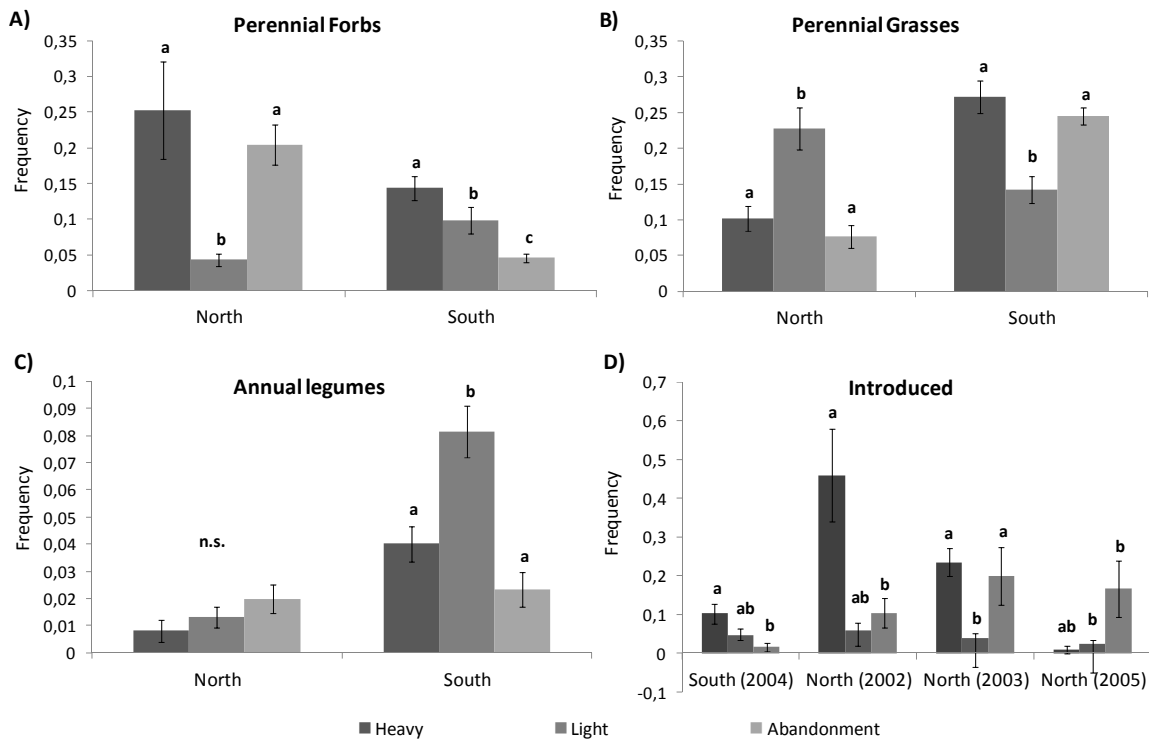


Figure 4: A-C: Mean frequency values of (A) perennial forbs, (B) perennial grasses and (C) annual legumes for significant interactions between grazing regime (heavy, light, and abandonment) and orientation (northern and southern slope). D: Mean frequency values of introduced species for significant three-way interaction grazing*orientation*year (only significant differences are shown). Note that the graphs have different scales. Bars indicate S.E. Different letters above the bars indicate significant differences (three-way permutational repeated measures ANOVA, 9999 permutations, $p < 0.05$; Pair-wise t test, $p < 0.05$). Canarian shrublands, Tenerife, Anaga Rural Park.

The pCCA confirmed a significant influence of grazing regimes on species composition, although it explained only 2% of the total inertia of the species data set (Figure 5). The first axis of the pCCA triplot showed a gradient from abandoned to grazed transects; however, the low eigenvalue (0.061) indicated that the gradient was relatively weak. This gradient was related to shrub species (e.g., *Aeonium* spp., *C. monspeliensis*, *Periploca laevigata*, *Sonchus acaulis*, and *Teline canariensis*) that were more abundant in abandoned areas and to herbaceous species typical of pastures (e.g., *Avena* spp., *Briza* spp., *H. hirta*, *Medicago* spp., and *Trifolium* spp.) that were more abundant in grazed areas (Figure 5). However, shrub species such as *C. salicifolia*, *Dittrichia viscosa*, *Echium* spp., *Euphorbia*

balsamifera, and *Hypericum* spp. were also common in grazed areas. The second axis, which had a much lower eigenvalue (0.033), showed a gradient from heavily to lightly grazed transects. Species such as *Briza minor*, *Carlina salicifolia*, *Geranium robertianum*, *Oxalis pes-caprae*, and *Scabiosa atropurpurea* were more abundant under heavy grazing, whereas species such as *Medicago italica*, *Medicago littoralis*, and *Trifolium striatum* were more abundant under light grazing (Figure 5). The species composition and functional groups of the studied area are shown in Appendix.

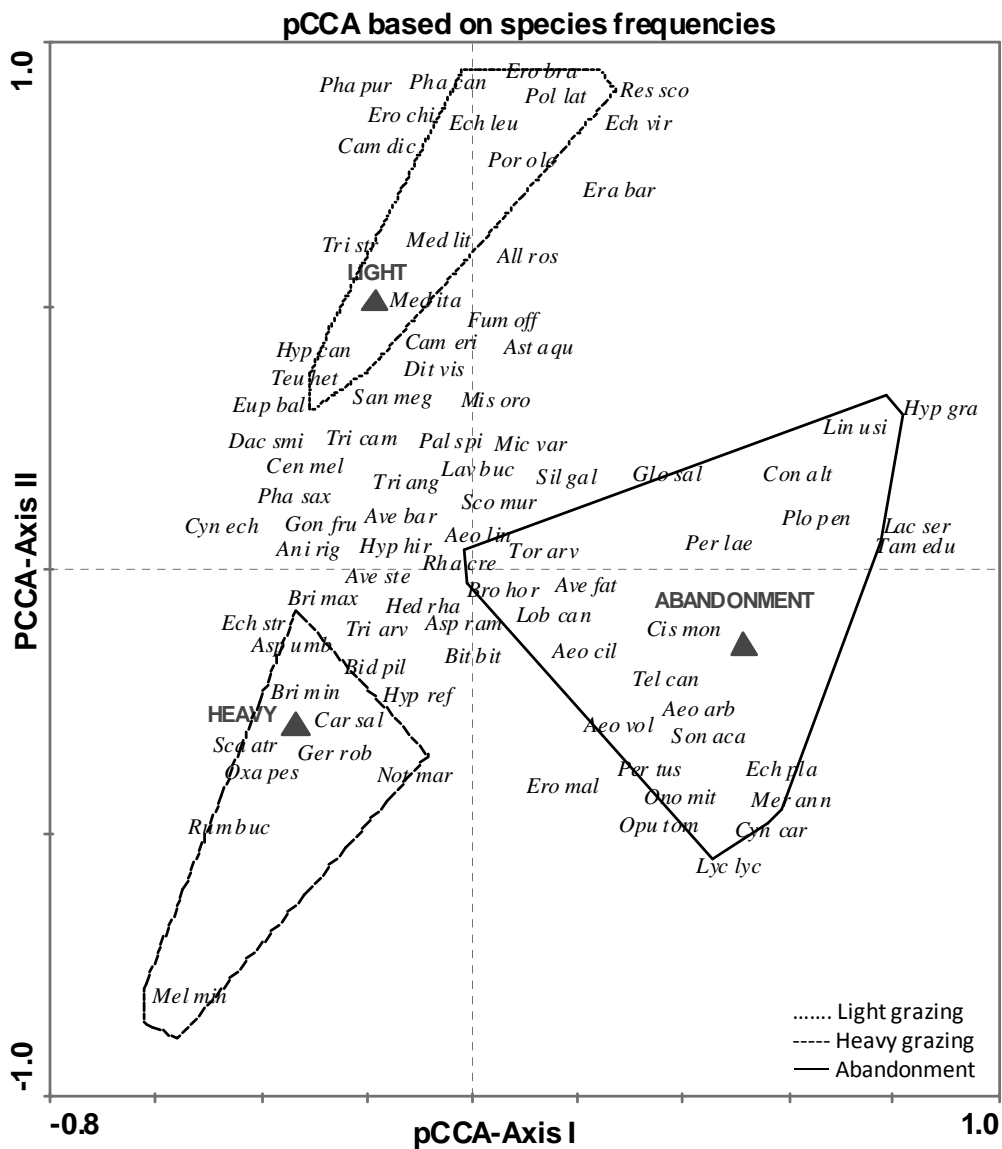


Figure 5: pCCA triplot based on species frequency data. Envelopes enclosing grazing regimes (heavy, light, and abandonment), and the centroid of each regime

(▲) are represented. Species are labelled with the first three letters of the genus followed by the first three letters of the specific epithet (see Appendix for full names). Only the species with a fit range higher than 1% were represented for a better understanding of the graph. Eigenvalues of axes I and II are 0.061 and 0.033, respectively (2% of the total inertia). Total inertia of the analysis was 5.370 (4.753 with covariables). Inertia of the constrained analysis to the environmental variables was 0.095. Grazing regimes and constrained ordination axes significantly explain species composition (Monte Carlo permutation test, 9999 permutations, $p < 0.05$).
Canarian shrublands, Tenerife, Anaga Rural Park.

Discussion

The absence of differences in environmental and anthropogenic factors that affect plant communities, such as altitude and distances to roads, urban nuclei and water resources (e.g., Arévalo et al. 2011 b), provides assurance that these factors did not interact with grazing regime effects in our analysis. The observation that abandoned transects were farther from farms than grazed transects is due to the fact that working farms disappear from the area once abandoned; however, the effect of grazing is not masked by this factor in heavily and lightly grazed areas.

As predicted, effects of grazing on the structure of the studied ecosystems depend on grazing intensity. Grazing management at low stocking rate is likely to encourage selective foraging behaviour (Provenza et al. 2003), which may explain the adverse effect of light grazing on palatable shrub legumes. However, individual analysis of the three species comprising this group suggests that each species is responding somewhat differently. The endemic *Chamaecytisus proliferus* is probably a cultivated variety and its abundance in heavily grazed areas may be due to planting. The endemic *T. canariensis* is favoured by grazing abandonment (see Figure 5). The native *Bituminaria bituminosa* is tolerant of heavy grazing and may increase under this grazing regime (Gutman et al. 2000). Shrub legumes are an important forage resource in Canarian agroecosystems (Guma et al. 2011). Adverse effects of herbivores on certain shrub legume species endemic to the Canary Islands have been reported (Garzón-

Machado et al. 2010); therefore, special attention should be paid to endemics in this functional group to help maintain this resource.

We detected that annual grasses and shrub species were consistently affected by grazing regime. An increasing dominance by annual species as the stocking rate increases is consistent with grazing effects in Mediterranean-climate regions worldwide (e.g., Noy-Meir et al. 1989; Saïd 2001). This pattern is likely to be exacerbated in annual grasses, as goats prefer grazing functional groups other than grass species (Bartolome 1998), explaining the highest abundance of this group in heavily grazed areas. As we hypothesized, the functional group of shrubs was more common in abandoned sites, consistent with other studies in similar vegetation types (e.g., Carmel & Kadmon 1999; Saïd 2001). In Mediterranean landscapes, goats behave mainly as browsers (Bartolome 1998), leading to a reduction in woody vegetation cover and open canopies (Gabay et al. 2011). Slight differences in shrub abundance between abandoned and lightly grazed areas (Table 1) have also been observed for grazing-resistant Mediterranean shrublands. In these ecosystems, shrub encroachment is considered a threat to characteristic open landscapes under traditional management, especially when low-intensity grazing is the only management strategy (Perevolotsky & Seligman 1998).

We found that vegetation structure of the ecosystems under study is largely determined by the interaction between grazing regime and orientation. This is partially consistent with the findings of Osem et al. (2002, 2004), who proposed that grazing has a different effect in humid and productive areas vs. arid and less productive areas, even in neighbouring topographic sites. Unfortunately, we can only draw conclusions for the northern slope, in which at least two regimes, light grazing and abandonment, are well represented. On this slope, the high energy values of perennial forbs (Bermejo 2003) may explain the high consumption and low abundance of this group under light grazing. The decrease in perennial

grasses following abandonment may be due to the replacement by shrubs. However, these findings appear to be inconsistent on the southern slopes, and the direction and amplitude of interactions between orientation and grazing require more targeted analysis.

Contrary to our prediction, the frequencies of endemic and native species were not affected by grazing regime; however, the compositional analysis suggested that grazing abandonment favours certain endemic shrub species. This finding may result from the long history of grazing in the Canary Islands that has probably led to the elimination of most of the grazing-sensitive species and thereby obscured the effect of grazing regime on these groups. The complex three-way interaction found for introduced species may result from their different geographical origins (e.g., American: *Agave americana*; Euro-Asiatic: *Lolium perenne*; South African: *Oxalis pes-caprae*), which may determine their responses to certain environmental conditions (Arévalo et al. 2005), such as those related to annual precipitation and orientation, preventing consistent responses to grazing regime.

We found that grazing led to higher species richness and evenness, but did not increase the frequency of bare ground, contrary to what is expected under high stocking rates (Pueyo et al. 2006). The disturbances produced by grazing can create favourable conditions for establishment of certain species (Olf & Ritchie 1998), such as annual grasses, which can cover the ground in heavily grazed areas. The lower evenness index found for abandoned areas probably results from the increased dominance of shrubs (Saïd 2001). Changes in shrub abundance may also explain the higher patch-scale species richness of heavily grazed areas. The density of individuals is typically greater for small herbaceous species than for (larger) shrubs, providing the opportunity for more (herbaceous) species within a given patch size (Gotelli & Colwell 2001).

The observed changes in species composition were not striking, however, there were some clear trends in species composition mainly related to the decrease in shrubs with grazing. Grazing abandonment favoured shrub species (e.g., *C. monspeliensis*, *P. laevigata* and *T. canariensis*) representative of more advanced successional stages of the natural vegetation (del Arco et al. 2006; 2010) and certain endemic shrub species (e.g., *Aeonium* spp., *Plocama pendula*, *S. acaulis* and *T. canariensis*), consistent with findings of other researchers (e.g., Rodríguez-Piñero & Rodríguez-Luengo 1993; Garzón-Machado et al. 2010), who report negative effects of herbivores on grazing-sensitive endemic shrubs.

Although stocking rate is one of the major factors that determines species composition in managed ecosystems (Milchunas & Lauenroth 1993), no marked differences in composition were found between lightly and heavily grazed areas. A long-term history of anthropogenic disturbances may produce ecosystems that are highly resistant to intensive use (Perevolotsky & Seligman 1998). The small-sized annual legumes that characterise lightly grazed areas can be classified as grazing increasers (Noy-Meir et al. 1989), but they may also show maximum abundance at intermediate levels of grazing (Fensham et al. 1999). Heavy grazing, as a disturbance factor, can favour exotic species (Loeser et al. 2007), such as *O. pes-caprae* and *S. atropurpurea*, and can increase the abundance of annual grasses such as *B. minor*, as observed in this study. The abundance of the annual forb *G. robertianum* in heavily grazed areas may be a result of its low palatability (Briner & Frank 1998), and the spinescence of the Macaronesian endemic *C. salicifolia* may similarly help it to avoid grazing pressure (Cornelissen et al. 2003).

In summary, the structure of semi-natural ecosystems is clearly affected by grazing regime. Abandonment leads to more advanced stages of succession dominated by shrub vegetation, whereas grazing results in more diverse open ecosystems that are typical of managed landscapes. In spite of

the presence of significant structural changes, we did not observe a complete turnover in species composition as has been found in other similarly managed ecosystems (e.g., Saïd 2001; Peco et al. 2006). There are several possible explanations for this finding. Slow rates of change in species composition are common in semi-arid environments with a long history of grazing (Milchunas et al. 1988). The climatic variability of these non-equilibrium ecosystems, which significantly affects some of the study variables, can mask or even nullify the grazing effects (Biondini et al. 1998; Gillen & Sims 2004). In landscapes that are heavily influenced by human pressure, sources of natural vegetation propagules are very scarce (Hobbs et al. 2006) and some natural vegetation communities, such as thermophilous woodland, are near extinction (del Arco et al. 2010), thus hampering potential vegetation recovery.

On the basis of our results, we suggest that the maintenance of heterogeneous landscapes characterised by different grazing regimes is the key to conserving semi-natural ecosystems, as has also been suggested by previous studies (see Benton et al. 2003). Goat grazing is indispensable for maintaining traditional open agroecosystems; however, grazing intensity should be controlled over time to avoid negative effects on the vegetation, e.g., the drastic reduction of sensitive shrub and palatable species or the expansion of exotic species. Furthermore, it is necessary to maintain sufficient abandoned areas to preserve grazing-sensitive endemic species and to allow assessment of whether the natural recovery of these semi-natural ecosystems to a pre-existing condition is feasible, or whether they should be considered as novel ecosystems (Hobbs et al. 2006).

Acknowledgements

This work was performed in the context of several research projects conducted by the Animal Production and Rural Development Group of the University of La Laguna and was funded by the Área de Medio Ambiente, Cabildo de Tenerife. The Spanish Ministry of Science and Innovation

offered partial financial support through a FPU scholarship to Silvia Fernández Lugo. The authors thank Dr. James W. Bartolome for his valuable comments on the manuscript. We thank the Co-ordinating Editor, Dr. Suzanne Prober, and the three anonymous reviewers for thoroughly reading the paper and providing thoughtful comments.

References

- Acebes, J.R., León, M.C., Rodríguez, M.L., del Arco, M., García, A., Pérez, P.L., Rodríguez, O., Martín, V.E. & Wildpret, W. 2010. Pteridophyta, Spermatophyta. In: Arechavaleta, M., Rodríguez, S., Zurita, N. & García, A. (coord.) *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*, pp. 119-172. Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, Spain.
- Alados, C., El Aich, A., Papanastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D. & Cabezudo, B. 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180: 523-535.
- Anderson, M., Gorley, R. & Clarke, K. 2008. *Permanova+ for primer: Guide to software and statistical methods*. Primer-E Ltd., Plymouth, UK.
- Arévalo, J.R., China, E. & Barquín, E. 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118: 291-296.
- Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M. & Fernández-Palacios, J.M. 2005. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 185-202.
- Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Fernández-Lugo, S., Camacho, A., Mata, J. & Bermejo, L. 2011 a. Effects of abandoning long-term goat grazing on species composition and species richness of pastures at La Gomera, Canary Islands. *Spanish Journal of Agricultural Research* 9: 113-123.
- Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Fernández-Lugo, S., Mata, J. & Bermejo, L.A. 2011 b. Grazing effects on species composition depends on the vegetation stands (La Palma, Canary Islands). *Acta Oecologica* 37: 230-238.
- Atkinson, I.A.E. 2001. Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* 99: 81-96.
- Bartolome, J., Franch, J., Plaixats, J. & Seligman, N.G. 1998. Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heath-woodland range. *Journal of Range Management* 51: 383-391.

- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bermejo, L.A. 2003. *Conservación de los recursos genéticos caprinos en los espacios protegidos de Canarias: Impacto social y ambiental*. Ph.D. thesis, Universidad de Córdoba, Córdoba, Spain.
- Biondini, M.E., Patton, B.D. & Nyren, P.E. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a Northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications* 8: 469-479.
- Briner, T. & Frank, T. 1998. The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology* 133: 123-133.
- Cabrera, J.C. 2001. Poblamiento e impacto aborigen. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín-Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp 241-246. Editorial Turquesa, S/C de Tenerife, Spain.
- Carmel, Y. & Kadmon, R. 1999. Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology* 145: 243-254.
- Carrete, M., Serrano, D., Illera, J.C., López, G., Vögeli, M., Delgado, A., & Tella, J. 2009. Goats, birds, and emergent diseases: apparent and hidden effects of exotic species in an island environment. *Ecological Applications* 19: 840-853.
- Commission of the European Communities 2001. *Biodiversity Plan for Agriculture, vol. III, COM*. Communication from the Commission to the Council and the European Parliament, European Commission, Brussels.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Daget, P. & Poissonet, J. 1995. Méthodes d'étude de la végétation des pasturages. In: Daget, P. & Godron, M. (eds.) *Pastoralisme. Troupeaux, Espaces et Sociétés*, pp. 87-100. Hatier, Paris, France.
- De Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.T. 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34.
- Del Arco, M., González-González, R., Garzón-Machado, V. & Pizarro-Hernández, B. 2010. Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation* 19: 3089-3140.
- Del Arco, M., Pérez de Paz, P.L., Acebes, J.R., González-Mancebo, J.M., Reyes-Betancort, J.A., Bermejo, J.A., de Armas, S. & González-González, R. 2006. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici* 43: 167-192.

- Donlan, C.J., Tershy, B.R. & Croll, D.A. 2002. Islands and introduced herbivores: conservation action as ecosystem experimentation. *Journal of Applied Ecology* 39: 235-246.
- Fensham, R., Holman, J. & Cox, M. 1999. Plant species responses along a grazing disturbance gradient in Australian grassland. *Journal of Vegetation Science* 10: 77-86.
- Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M., Bermejo, L.A. & Arévalo, J.R. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132: 276-282.
- Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M. & Arévalo, J.R. 2011. Grazing effects on species richness depends on scale: a 5-year study in Tenerife pastures (Canary Islands). *Plant Ecology* 212: 423-432.
- Fraser, I. & Chisholm, T. 2000. Conservation or cultural heritage? Cattle grazing in the Victoria Alpine National Park. *Ecological Economics* 33: 63-75.
- Gabay, O., Perevolotsky, A., Bar Massada, A., Carmel, Y. & Shachak, M. 2011. Differential effects of goat browsing on herbaceous plant community in a two-phase mosaic. *Plant Ecology* 212: 1643-1653.
- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., del-Arco-Aguilar, M. & Pérez de Paz, P.L. 2010. Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation* 143: 2685-2694.
- Gillen, R.L. & Sims, P.L. 2004. Stocking rate, precipitation and herbage production on sand sagebrush-grassland. *Journal of Range Management* 55: 148-152.
- Gobierno de Canarias 1994. *Ley 12/1994, de 19 de diciembre, de Espacios Naturales de Canarias*. Boletín Oficial de Canarias, 24 de Diciembre de 1994, N°157.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- GRAF CAN 1998. *Mapa de Vegetación, Tenerife (1998-2000)*. URL: <http://www.idecan.grafcan.es>.
- Guma, I.R., Santos-Guerra, A., Reyes-Betancort, J.A., Padrón-Mederos, M.A., Méndez, P. & González-Montelongo, R. 2011. Perennial forage legumes endemic to the Canary Islands: collection and ex situ conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58: 181-187.
- Gutman, M., Perevolotsky, A. & Sternberg, M. 2000: Grazing effects on a perennial legume, *Bituminaria bituminosa* (L) Stirton, in a Mediterranean rangeland. *Options Méditerranéennes* 45: 299-303.
- Hill, J., Hostert, P., Tsiourlis, G., Kasapidis, P. & Udelhoven, Th. 1998. Monitoring 20 years of intense grazing impact on the Greek island of

- Crete with earth observation satellites. *Journal of Arid Environments* 39: 165-178.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vila, M., Zamora, R. & Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Loeser, M.R.R., Sisk, T.D. & Crews, T.E. 2007. Impact of grazing intensity during drought in an Arizona grassland. *Conservation Biology* 21: 87-97.
- Martínez, A., Acosta, J., Vega-Pla, J.L. & Delgado, J.V. 2006. Analysis of the genetic structure of the Canary goat populations using microsatellites. *Livestock Science* 102: 100-140.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89: 209-226.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Nogales, M., Marrero, M. & Hernández, E.C. 1992. Efectos de las cabras cimarronas (*Capra hircus* L.) en la flora endémica de los pinares de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 20: 79-86.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. & Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-946.
- Osem, Y., Perevolotsky, A. & Kigel, J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92: 297-309.

- Paladines, O. 1992. *Metodología de pastizales para trabajar en fincas y proyectos de desarrollo agropecuario. Serie metodológica. Manual No. 1: Pastos y Forrajes*. MAG/GTZ, Ecuador.
- Peco, B., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113: 284-294.
- Perevolotsky, A. & Seligman, N.G. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48: 1007-1017.
- Proulx, M. & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystem. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Provenza, F.D., Villalba, J.J., Dziba, L.E., Atwood, S.B. & Banner, R.E. 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research* 49: 257-274.
- Pueyo, Y., Alados, C.L. & Ferrer-Benimeli, C. 2006. Is the analysis of plant community structure better than common species-diversity indices for assessing the effects of livestock grazing on a Mediterranean arid ecosystem? *Journal of Arid Environments* 64: 698-712.
- Rodríguez, A. & Mora, J.L. 2000. El suelo. In: Morales, G. & Pérez, R. (eds.) *Gran atlas temático de Canarias*, pp. 107-120. Ed. Interinsular Canarias, S/C de Tenerife, Spain.
- Rodríguez-Piñero, J.C. & Rodríguez-Luengo, J.L. 1993. The effect of herbivores on the endemic Canary flora. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 2: 265-271.
- Saïd, S. 2001. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). *Plant Ecology* 162: 67-76.
- Santos, A. 2001. Flora vascular. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 187-192. Publicaciones Turquesa, S/C de Tenerife, Spain.
- Smith, B. & Wilson, J.B. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76: 70-82.

Appendix: Plant species recorded during this research (250 spp.). Mean frequencies (shown as percentages) for each grazing regime (heavy grazing (H), light grazing (L) and abandonment (A)) were calculated for the 5 years of study. Functional groups: annual grasses (An-gra); perennial grasses (Pe-gra); annual (non-legumes) forbs (An-for); perennial (non-legumes) forbs (Pe-for); annual legumes (An-leg); shrub legumes (Shr-leg); non-legume shrubs (Shr). Status: native (N); introduced (I); endemic to the Canary Islands (E). Nomenclature follows Acebes et al. (2010).

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Achyranthes aspera</i>	Pe-for	I	3.24	0.48	6.01
<i>Aeonium arboreum</i>	Shr	E	0.40	0.05	0.81
<i>Aeonium canariense</i>	Pe-for	E	1.10	0.80	0.52
<i>Aeonium ciliatum</i>	Shr	E	0.24	0.48	0.78
<i>Aeonium lindleyi</i>	Shr	E	1.37	1.83	0.99
<i>Aeonium urbicum</i>	Shr	E	0.24	0.40	0.99
<i>Aeonium volkerii</i>	Shr	E	0.12	0.05	0.50
<i>Agave americana</i>	Shr	I	0.71	0.00	0.00
<i>Ageratina adenophora</i>	Pe-for	I	0.95	0.05	0.00
<i>Aichryson laxum</i>	An-for	E	0.10	0.00	0.00
<i>Ajuga iva</i>	Pe-for	N	0.00	0.19	0.00
<i>Allagopappus canariensis</i>	Shr	E	0.00	0.10	0.07
<i>Allium roseum</i>	Pe-for	N	0.05	0.29	0.19
<i>Ammi majus</i>	An-for	N	4.38	1.95	1.43
<i>Anagallis arvensis</i>	An-for	N	1.67	2.50	2.39
<i>Andryala pinnatifida</i>	Pe-for	E	0.00	0.10	0.29
<i>Anisantha rigida</i>	An-gra	N	3.35	2.39	1.55
<i>Anisantha rubens</i>	An-gra	N	0.24	0.24	0.21
<i>Anisantha</i> sp.	An-gra	N	0.10	0.14	0.29
<i>Argyranthemum broussonetii</i>	Shr	E	0.05	0.05	0.14
<i>Argyranthemum frutescens</i>	Shr	E	0.10	0.10	0.05
<i>Arisarum simorrhinum</i>	Pe-for	N	0.00	0.10	0.00
<i>Aristida adscensionis</i>	An-gra	N	2.16	1.78	1.20
<i>Artemisia thuscula</i>	Shr	E	10.23	17.18	17.11
<i>Arundo donax</i>	Pe-for	I	0.00	0.00	0.05
<i>Asparagus pastorianus</i>	Shr	N	0.00	0.00	0.05
<i>Asparagus umbellatus</i>	Shr	N	0.37	0.24	0.00
<i>Asphodelus ramosus</i>	Pe-for	N	7.76	2.95	8.36
<i>Asteriscus aquaticus</i>	An-for	N	0.00	0.14	0.05
<i>Atalanthus pinnatus</i>	Shr	E	0.00	0.29	0.05
<i>Avena barbata</i>	An-gra	N	2.24	2.77	1.14
<i>Avena fatua</i>	An-gra	N	0.10	0.00	0.81
<i>Avena</i> sp.	An-gra	N	0.00	0.10	0.00
<i>Avena sterilis</i>	An-gra	N	4.72	2.04	1.43
<i>Bidens pilosa</i>	An-for	I	0.73	0.19	0.37
<i>Bituminaria bituminosa</i>	Shr-leg	N	10.50	4.55	11.40
<i>Brachypodium arbuscula</i>	Pe-gra	E	0.33	3.19	0.86
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	Pe-gra	N	3.10	4.69	1.05

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Briza maxima</i>	An-gra	N	5.24	2.49	1.84
<i>Briza media</i>	An-gra	N	1.55	1.05	2.05
<i>Briza minor</i>	An-gra	N	1.14	0.10	0.05
<i>Bromus hordeaceus</i>	An-gra	N	0.24	0.14	0.69
<i>Bupleurum salicifolium</i>	Shr	N	0.10	0.00	0.00
<i>Calendula arvensis</i>	An-for	N	0.67	0.49	1.40
<i>Campanula dichotoma</i>	An-for	N	0.00	0.05	0.00
<i>Campanula erinus</i>	An-for	N	0.00	0.14	0.10
<i>Campylanthus salsoloides</i>	Shr	E	0.00	0.00	0.14
<i>Canarina canariensis</i>	Pe-for	E	0.00	0.00	0.05
<i>Carex canariensis</i>	Pe-for	E	0.00	0.00	0.24
<i>Carex divulsa</i>	Pe-for	N	0.05	0.19	0.29
<i>Carlina salicifolia</i>	Shr	N	0.45	0.00	0.05
<i>Castellia tuberculosa</i>	An-gra	N	0.00	0.05	0.00
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Pe-gra	N	4.66	4.05	2.90
<i>Centaurea melitensis</i>	An-for	N	0.14	0.38	0.05
<i>Centaurium tenuiflorum</i>	An-for	I	0.29	0.00	0.38
<i>Cerastium glomeratum</i>	An-for	N	0.05	0.00	0.24
<i>Ceropegia dichotoma</i>	Shr	E	0.00	0.14	0.00
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	Shr-leg	E	0.05	0.00	0.00
<i>Chenopodium album</i>	An-for	N	0.29	0.05	0.24
<i>Chenopodium murale</i>	An-for	I	0.00	0.05	0.00
<i>Cistus monspeliensis</i>	Shr	N	0.87	2.60	3.52
<i>Convolvulus althaeoides</i>	Pe-for	N	0.00	0.00	0.19
<i>Convolvulus arvensis</i>	Pe-for	E	0.24	0.10	0.05
<i>Convolvulus floridus</i>	Shr	E	0.32	0.38	0.19
<i>Crambe sp.</i>	Shr	E	0.05	0.00	0.00
<i>Cuscuta planiflora</i>	An-for	N	0.05	0.14	0.14
<i>Cynara cardunculus</i>	Pe-for	N	0.00	0.00	0.87
<i>Cynosurus echinatus</i>	An-gra	N	0.50	0.43	0.19
<i>Dactylis smithii</i>	Pe-gra	N	0.67	0.95	0.38
<i>Daucus carota</i>	An-for	N	0.81	0.54	0.60
<i>Davallia canariensis</i>	Pe-for	N	0.00	0.00	0.05
<i>Descurainia millefolia</i>	Shr	E	0.00	1.13	0.45
<i>Digitalis purpurea</i>	Pe-for	I	0.05	0.00	0.00
<i>Dittrichia viscosa</i>	Shr	N	0.42	0.78	0.29
<i>Drimia maritima</i>	Pe-for	N	0.76	0.48	0.31
<i>Drusa glandulosa</i>	An-for	N	0.00	0.00	0.24
<i>Echium leucophaeum</i>	Shr	E	0.65	1.28	0.86
<i>Echium plantagineum</i>	An-for	N	1.75	0.92	0.56
<i>Echium strictum</i>	Shr	E	0.65	0.29	0.05
<i>Echium virescens</i>	Shr	E	0.00	0.22	0.00
<i>Emex spinosa</i>	An-for	N	0.05	0.29	0.14
<i>Eragrostis barrelieri</i>	An-gra	N	0.00	0.14	0.05
<i>Erica arborea</i>	Shr	N	0.00	0.52	0.25

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Erodium brachycarpum</i>	An-for	N	0.00	0.12	0.00
<i>Erodium chium</i>	An-for	N	0.48	0.43	0.05
<i>Erodium malacoides</i>	An-for	N	0.24	0.10	0.50
<i>Euphorbia balsamifera</i>	Shr	N	0.00	1.88	0.14
<i>Euphorbia canariensis</i>	Shr	E	2.85	1.93	2.13
<i>Euphorbia lamarckii</i>	Shr	E	4.52	3.56	3.62
<i>Filago</i> sp.	An-for	N	0.05	0.05	0.24
<i>Foeniculum vulgare</i>	Pe-for	N	0.79	1.68	1.30
<i>Fumaria officinalis</i>	An-for	N	0.00	0.17	0.10
<i>Galactites tomentosus</i>	An-for	N	2.69	2.61	2.78
<i>Galium aparine</i>	An-for	N	1.60	0.33	1.05
<i>Galium parisiense</i>	An-for	N	0.62	0.24	0.29
<i>Geranium dissectum</i>	An-for	N	0.43	0.43	0.10
<i>Geranium molle</i>	An-for	N	0.43	0.00	0.10
<i>Geranium reuteri</i>	Pe-for	E	0.19	0.10	0.57
<i>Geranium robertianum</i>	An-for	N	0.36	0.00	0.00
<i>Geranium rotundifolium</i>	An-for	N	0.55	0.00	0.76
<i>Geranium</i> sp.	An-for	N	0.10	0.00	0.00
<i>Gladiolus italicus</i>	Pe-for	N	0.00	0.00	0.14
<i>Globularia salicina</i>	Shr	N	2.07	2.46	4.67
<i>Gonospermum fruticosum</i>	Shr	E	0.31	0.57	0.00
<i>Gonospermum revolutum</i>	Pe-for	E	0.00	0.20	0.00
<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	An-for	N	2.09	1.92	0.63
<i>Helminthotheca echioides</i>	An-for	N	0.10	0.98	0.76
<i>Hirschfeldia incana</i>	An-for	N	0.33	0.05	0.54
<i>Hordeum murinum</i>	An-gra	N	0.10	0.05	0.00
<i>Hyparrhenia hirta</i>	Pe-gra	N	21.30	16.76	11.43
<i>Hypericum canariense</i>	Shr	N	0.19	1.21	0.00
<i>Hypericum glandulosum</i>	Shr	N	0.00	0.10	0.05
<i>Hypericum grandifolium</i>	Shr	N	0.00	0.00	0.29
<i>Hypericum reflexum</i>	Shr	E	0.57	0.00	0.07
<i>Ifloga spicata</i>	An-for	N	0.05	0.05	0.05
<i>Ipomoea</i> sp.	Pe-for	I	0.00	0.10	0.00
<i>Jasminum odoratissimum</i>	Shr	N	3.68	4.47	3.31
<i>Kleinia neriifolia</i>	Shr	E	1.72	1.17	1.83
<i>Lactuca serriola</i>	An-for	N	0.00	0.00	0.05
<i>Lamarckia aurea</i>	An-gra	N	0.38	0.12	0.14
<i>Lathyrus tingitanus</i>	An-Leg	I	0.14	0.00	0.29
<i>Lavandula buchii</i>	Shr	E	1.44	2.74	1.61
<i>Lavandula canariensis</i>	Shr	E	1.05	1.79	1.01
<i>Lavandula stoechas</i>	Shr	I	0.00	0.05	0.00
<i>Lavatera cretica</i>	An-for	N	0.00	0.05	0.05
<i>Leontodon taraxacoides</i>	An-for	I	0.14	0.24	0.26
<i>Linum bienne</i>	An-for	I	0.10	0.00	0.05
<i>Linum trigynum</i>	An-for	N	0.19	0.10	0.05

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Linum usitatissimum</i>	An-for	I	0.00	0.00	0.14
<i>Lobularia canariensis</i>	Shr	N	0.45	0.33	1.58
<i>Lolium canariense</i>	An-gra	N	0.14	0.00	0.05
<i>Lolium perenne</i>	Pe-gra	I	0.33	0.00	0.00
<i>Lolium rigidum</i>	An-gra	N	0.95	0.24	0.05
<i>Lycopersicon lycopersicon</i>	Pe-for	I	0.00	0.00	0.07
<i>Medicago italica</i>	An-Leg	N	0.00	0.14	0.00
<i>Medicago littoralis</i>	An-Leg	N	0.05	0.24	0.00
<i>Medicago minima</i>	An-Leg	N	0.38	0.10	0.00
<i>Medicago orbicularis</i>	An-Leg	I	0.10	0.19	0.00
<i>Medicago polymorpha</i>	An-Leg	N	0.98	1.02	0.36
<i>Medicago truncatula</i>	An-Leg	N	0.00	0.10	0.00
<i>Melica minuta</i>	Pe-gra	N	0.81	0.00	0.00
<i>Mercurialis annua</i>	An-for	I	0.00	0.00	0.12
<i>Micromeria varia</i>	Shr	N	0.26	0.51	0.60
<i>Misopates orontium</i>	An-for	N	0.05	0.10	0.05
<i>Monanthes brachycaulos</i>	Pe-for	E	0.00	0.10	0.00
<i>Monanthes laxiflora</i>	Pe-for	E	0.00	0.00	0.05
<i>Morella faya</i>	Shr	N	0.71	0.33	0.00
<i>Notholaena marantae</i>	Pe-for	N	0.60	0.00	0.24
<i>Ononis mitissima</i>	An-Leg	N	0.00	0.67	1.26
<i>Opuntia dillenii</i>	Shr	I	0.29	0.62	0.00
<i>Opuntia maxima</i>	Shr	I	3.83	4.32	4.60
<i>Opuntia tomentosa</i>	Shr	I	0.00	0.00	0.26
<i>Origanum vulgare</i>	Pe-for	N	0.10	0.43	0.90
<i>Oxalis pes-caprae</i>	Pe-for	I	2.67	0.74	2.51
<i>Pallenis spinosa</i>	An-for	N	0.00	0.83	0.48
<i>Papaver roheas</i>	An-for	N	0.10	0.05	0.05
<i>Papaver somniferum</i>	An-for	N	0.05	0.00	0.00
<i>Parentucellia viscosa</i>	An-for	N	0.10	0.05	0.05
<i>Parietaria debilis</i>	An-for	N	0.00	0.00	0.19
<i>Parietaria judaica</i>	Pe-for	N	0.00	0.19	0.05
<i>Paronychia canariensis</i>	Shr	E	0.10	1.62	1.72
<i>Pelargonium</i> sp.	Shr	I	0.00	0.00	0.16
<i>Pennisetum setaceum</i>	Pe-gra	I	0.00	0.07	0.00
<i>Pericallis</i> sp.	Pe-for	E	0.00	0.00	0.62
<i>Pericallis tussilaginis</i>	Pe-for	E	0.05	0.11	0.63
<i>Periploca laevigata</i>	Shr	N	1.51	1.19	8.19
<i>Petrorhagia nanteuilii</i>	An-for	N	0.24	0.05	0.00
<i>Phagnalon purpurascens</i>	Shr	N	0.00	0.05	0.00
<i>Phagnalon saxatile</i>	Shr	N	0.75	0.85	0.38
<i>Phalaris canariensis</i>	An-gra	N	0.00	0.52	0.00
<i>Phalaris coerulescens</i>	Pe-gra	N	0.14	0.05	0.95
<i>Phalaris minor</i>	An-gra	N	0.00	0.00	0.67
<i>Piptatherum coerulescens</i>	Pe-gra	N	0.14	0.24	0.05

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Piptatherum miliaceum</i>	Pe-gra	N	0.24	0.14	0.00
<i>Pistacia atlantica</i>	Shr	N	0.19	0.00	0.00
<i>Plantago amplexicaulis</i>	An-for	N	0.00	0.00	0.05
<i>Plantago arborescens</i>	Shr	N	0.43	1.50	2.28
<i>Plantago lagopus</i>	An-for	N	2.36	2.88	1.56
<i>Plocama pendula</i>	Shr	E	0.00	0.00	0.79
<i>Polycarpha divaricata</i>	Pe-for	E	0.26	0.18	0.54
<i>Polycarpha latifolia</i>	Pe-for	E	1.76	0.10	0.10
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	An-for	N	0.52	0.38	0.67
<i>Portulaca oleracea</i>	An-for	I	0.00	0.05	0.00
<i>Prunus dulcis</i>	Shr	I	0.00	0.00	0.14
<i>Pteridium aquilinum</i>	Pe-for	N	1.44	1.63	0.05
<i>Raphanus raphanistrum</i>	An-for	N	0.14	0.00	0.05
<i>Rapistrum rugosum</i>	An-for	N	0.00	0.29	0.19
<i>Reseda scoparia</i>	Shr	E	0.00	0.05	0.05
<i>Rhamnus crenulata</i>	Shr	E	0.77	0.32	0.00
<i>Romulea columnae</i>	Pe-for	N	0.00	0.05	0.38
<i>Rubia fruticosa</i>	Shr	N	1.92	4.18	3.65
<i>Rubus ulmifolius</i>	Shr	N	2.77	3.55	3.23
<i>Rumex bucephalophorus</i>	An-for	N	1.07	0.07	0.05
<i>Rumex lunaria</i>	Shr	E	0.11	2.96	2.55
<i>Rumex pulcher</i>	Pe-for	I	0.00	0.10	0.24
<i>Salsola divaricata</i>	Shr	E	0.00	0.07	0.00
<i>Salsola vermiculata</i>	Shr	N	0.00	0.14	0.00
<i>Salvia leucantha</i>	Shr	I	0.24	0.00	0.00
<i>Sanguisorba megacarpa</i>	Pe-for	N	0.13	0.24	0.10
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	Pe-for	I	0.33	0.00	0.00
<i>Scandix pecten-veneris</i>	An-for	N	0.05	0.00	0.05
<i>Scilla haemorrhoidalis</i>	Pe-for	E	0.00	0.10	0.19
<i>Scolymus hispanicus</i>	An-for	N	0.05	0.05	0.05
<i>Scorpiurus muricatus</i>	An-Leg	I	1.12	1.07	1.63
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>	An-Leg	I	0.00	0.00	0.05
<i>Sedum rubens</i>	An-for	N	0.05	0.05	0.05
<i>Selaginella denticulata</i>	Pe-for	N	0.05	0.14	0.05
<i>Sherardia arvensis</i>	An-for	N	0.86	0.33	0.48
<i>Sideritis dendro-chahorra</i>	Shr	E	0.76	1.45	0.33
<i>Silene gallica</i>	An-for	N	0.75	1.10	0.85
<i>Silene vulgaris</i>	Pe-for	N	0.19	0.14	0.26
<i>Sisymbrium irio</i>	An-for	N	0.00	0.00	0.05
<i>Solanum nigrum</i>	An-for	N	0.05	0.00	0.05
<i>Sonchus acaulis</i>	Shr	E	0.11	0.10	1.85
<i>Sonchus asper</i>	An-for	N	0.05	0.00	0.00
<i>Sonchus congestus</i>	Shr	E	0.43	0.43	0.19
<i>Sonchus oleraceus</i>	An-for	N	0.21	0.00	0.21
<i>Sonchus tenerrimus</i>	Pe-for	N	0.24	0.00	0.00

Species	Group	Stat.	Mean Frequency		
			H	L	A
<i>Stachys arvensis</i>	An-for	N	0.33	0.36	0.17
<i>Stachys germanica</i>	Pe-for	N	0.05	0.00	0.00
<i>Stachys ocymastrum</i>	An-for	N	0.12	0.55	1.48
<i>Stipa capensis</i>	An-gra	N	1.38	0.38	0.10
<i>Tamus edulis</i>	Pe-for	N	0.00	0.00	0.12
<i>Teline canariensis</i>	Shr-leg	E	1.16	0.69	4.43
<i>Teucrium heterophyllum</i>	Shr	N	0.00	1.29	0.00
<i>Tolpis barbata</i>	An-for	N	0.29	0.10	0.05
<i>Torilis arvensis</i>	An-for	N	3.90	4.68	6.05
<i>Torilis nodosa</i>	An-for	N	5.23	4.10	3.76
<i>Trachynia distachya</i>	An-gra	N	7.80	5.36	7.49
<i>Tragopogon porrifolius</i>	An-for	N	0.00	0.05	0.00
<i>Tricholaena teneriffae</i>	Pe-gra	N	0.05	0.00	0.29
<i>Trifolium angustifolium</i>	An-Leg	N	0.83	0.71	0.05
<i>Trifolium arvense</i>	An-Leg	N	1.89	0.72	0.33
<i>Trifolium campestre</i>	An-Leg	N	2.15	1.80	0.40
<i>Trifolium hirtum</i>	An-Leg	I	0.19	0.19	0.14
<i>Trifolium ligusticum</i>	An-Leg	N	0.00	0.05	0.00
<i>Trifolium scabrum</i>	An-Leg	N	0.14	0.14	0.00
<i>Trifolium stellatum</i>	An-Leg	N	0.07	0.10	0.00
<i>Trifolium striatum</i>	An-Leg	N	0.00	0.67	0.00
<i>Trifolium subterraneum</i>	An-Leg	N	0.19	0.33	0.69
<i>Trifolium tomentosum</i>	An-Leg	N	0.74	1.10	0.37
<i>Trisetaria panicea</i>	An-gra	N	0.10	0.00	0.00
<i>Tuberaria guttata</i>	An-for	N	0.19	0.33	0.00
<i>Urospermum picroides</i>	An-for	N	0.05	0.24	0.05
<i>Vicia cirrhosa</i>	An-Leg	E	0.05	0.05	0.05
<i>Vicia disperma</i>	An-Leg	N	0.52	0.38	0.71
<i>Vicia lutea</i>	An-Leg	N	0.05	0.10	0.00
<i>Vicia pubescens</i>	An-Leg	N	0.60	0.05	0.59
<i>Vulpia myurus</i>	An-gra	N	0.29	0.19	0.52
<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	An-for	N	0.74	1.10	0.37

V. Productivity: Key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil

Fernández-Lugo, S.¹, Bermejo, L.A.², de Nascimento, L.¹, Méndez, J.¹, Naranjo-Cigala, A.³, Arévalo, J.R.¹

¹Island Ecology and Biogeography Group, Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUETSPC), Universidad de La Laguna (ULL), Avda. Astrofísico Francisco Sánchez s/n, 38206 La Laguna (Tenerife), Spain.

²Department of Agricultural Engineering, Production and Economy, Universidad de La Laguna (ULL), Technical School of Agricultural Engineering, Ctra. de Geneto nº 2, 38201 La Laguna (Tenerife), Spain.

³Department of Geography, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, C/Pérez del Toro 1, CP: 35003, Las Palmas de Gran Canaria, Spain.

Abstract

In this study, we inquire into the effects of short-term grazing abandonment on plant species and functional composition, bare ground and net primary productivity (NPP) in two traditionally grazed pastures located in the Canarian Network of Natural Protected Areas and the Natura 2000 Network. Additionally, we analyse soil chemical properties, biomass tannin content and energetic value to find out how grazing abandonment affects soil fertility and forage quality of these agroecosystems.

Grazing exclusion effects on plant species and functional composition, as well as on soil fertility depended on the productivity of the studied pasture. We found that erect forbs and shrubs (endemic to Macaronesian region and native) were favoured by grazing removal in the most productive pasture, while soil fertility decreased in the driest and least productive site. An increase in NPP after exclusion was consistent among study sites. Although we consider goat grazing as indispensable for maintaining traditional agroecosystems, we also suggest controlling it over time, allowing some periods of rest to give endemic shrub species time to recover from near propagule sources.

Keywords: Diversity; Functional Groups; Goat Grazing; Net Primary Productivity; Pastures.

Nomenclature: Canary Islands checklist of wild species (Acebes *et al.*, 2010).

Introduction

Agroecosystems have been traditionally seen as degraded systems (Perevolotsky and Seligman, 1999). Consequently, most research on conservation biology has focused on studying natural ecosystems, protected areas, endangered species and biodiversity hotspots (e.g., Baydack and Campa, 1999; Angermeier, 2000; Eken et al., 2004). However, in recent years, concern for the conservation of agroecosystems has risen (e.g., Pimentel et al., 1992; Derner et al., 2009; de Bello et al., 2010; Cocca et al., 2012). The increasing scientific literature on the conservation of grazed ecosystems has revealed the serious problems they face, such as degradation due to intensification of production systems, abandonment of traditional practices, conversion into agricultural lands or removal of grazing from some protected areas (Verdu et al., 2002; Klimek et al., 2007; Lanta et al., 2009; García et al., 2012).

In the Canary Islands, the most common grazing animal in traditional systems are goats, which have evolved in genetically differentiated breeds (Martínez et al., 2006) since their introduction by the earliest human inhabitants of the islands (ca. 2600 years ago). The Archipelago is one of the areas with the greatest diversity of species of the Mediterranean biodiversity hotspot (Myers and Cowling, 1999) and approximately 40% of its surface area is under some form of environmental protection by the Canarian Network of Natural Protected Areas (CNNPA; Gobierno de Canarias, 1994). Therefore, in addition to the degradation problems, mammals are also considered a major threat to biodiversity in island ecosystems (Campbell and Donlan, 2005). Furthermore, in the Canaries the available grazing areas are limited and marginalization and abandonment of traditional practices are increasing (Bermejo, 2003).

Grazing by domestic and wild ungulates is one of the most widespread uses of land worldwide and a key element in vegetation dynamics (Huntly, 1991) along with fire (Bond et al., 2005), habitat

destruction, invasion of exotic species and climate change (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Therefore, a better understanding of the consequences of herbivory is of great relevance to ecosystem management. It is well known that herbivores may affect differently plant community diversity, species composition and functional groups (Milchunas et al., 1988; McIntyre and Lavorel, 2001; Díaz et al., 2007), soil properties (Milchunas and Lauenroth, 1993; Peco et al., 2006), as well as plant biomass and its qualitative properties (Milchunas and Lauenroth, 1993; Skarpe and Hester, 2008). Although there is an extensive bibliography and general models that try to explain grazing effects on plant communities (Cingolani et al., 2005), we are still far from a consensus on ecosystem response to herbivory.

The lack of a consistent response of vegetation to grazing has been attributed to a broad range of factors that determine whether herbivores affect or not plant communities and the magnitude and direction of this effect. Among the most significant factors are: the evolutionary history of grazing (Milchunas et al., 1988); precipitation and soil fertility, expressed in terms of productivity (Osem et al., 2002); grazing intensity (Milchunas and Lauenroth, 1993); climatic conditions (Biondini et al., 1998; de Bello et al., 2007) or the ecosystem being studied (Alados et al., 2004). Therefore, specific studies are crucial to ensuring proper management of ecosystems and achievement of conservation goals.

Since grazing effects may depend on the productivity of the habitat (Milchunas et al., 1988; Osem et al., 2002), and owing to the climatic variability found in the Canary Islands, we compare grazing exclusion effects between two pastures that differ in productivity and test if grazing abandonment effects are lower in the driest and least productive pasture.

Materials and methods

Study site

The study was performed in pastures with anthropogenic origin and under extensive goat grazing management located in two Rural Parks of the Canary Islands. This form of environmental protection of the CNNPA recognizes the importance of managed landscapes and aims to conserve and promote traditional activities (e.g., extensive grazing and agriculture), in particular due to the presence of remarkable agricultural landscapes, which stand out for their biological, heritage, social and economic value. Specifically, the study sites are in Anaga Rural Park (hereafter ARP), which is in the north-eastern sector of the island of Tenerife and is also included in the Natura 2000 Network, and Valle Gran Rey Rural Park (hereafter VGRRP) in the south-western part of the island of La Gomera (fig. 1). Both Rural Parks are characterised by a complex topography dominated by ravines, valleys and cliffs and a Mediterranean climate with a dry season in the summer and a humid season in the winter and spring. Mean annual precipitation for the series of data of the last ten years is $479.9 \text{ mm} \pm 15.2$ in ARP and $312.5 \text{ mm} \pm 22.3$ in VGRRP (data provided by the State Agency of Meteorology), and mean annual temperature for the study period is 15.86 ± 0.43 in ARP and 15.54 ± 0.50 in VGRRP (data provided by two HOBO H8 Pro Series Loggers located in each study site) (fig. 2).

The major potential vegetation types in the Parks are coastal shrubland, which includes sweet-spurge shrubland (characterized by *Euphorbia balsamifera*), cardón shrubland (characterized by *Euphorbia canariensis*) and thermophilous woodland, where the most distinctive species are *Juniperus turbinata* subsp. *canariensis*, *Olea cerasiformis* and *Pistacia atlantica*. Additionally in the ARP, where the climate is influenced by the trade winds producing a “sea of clouds” on the windward slopes and wetter conditions on the northern than on the southern slopes, we can find dry laurel forest dominated by *Apollonias barbujana*, *Arbutus canariensis*, *Picconia excelsa* and *Visnea mocanera*, and humid laurel forest, where the most common species are *Ilex canariensis*, *Laurus novocanariensis* and *Persea indica* (del Arco et al., 2006, 2009). These vegetation types were

degraded to varying degrees following the arrival of humans on the islands. We selected two experimental sites located at 480 m a.s.l. in ARP and 730 m a.s.l. in VGRRP where nowadays the vegetation is dominated by pastures characterised by the presence of *Echium plantagineum*, *Galactites tomentosus*, *Trachynia distachya*, *Cenchrus ciliaris* and *Hyparrhenia hirta* (del Arco et al., 2006, 2009). Bitter spurge (*Euphorbia lamarckii* in ARP and *Euphorbia berthelotii* in VGRRP) are also present in the area.

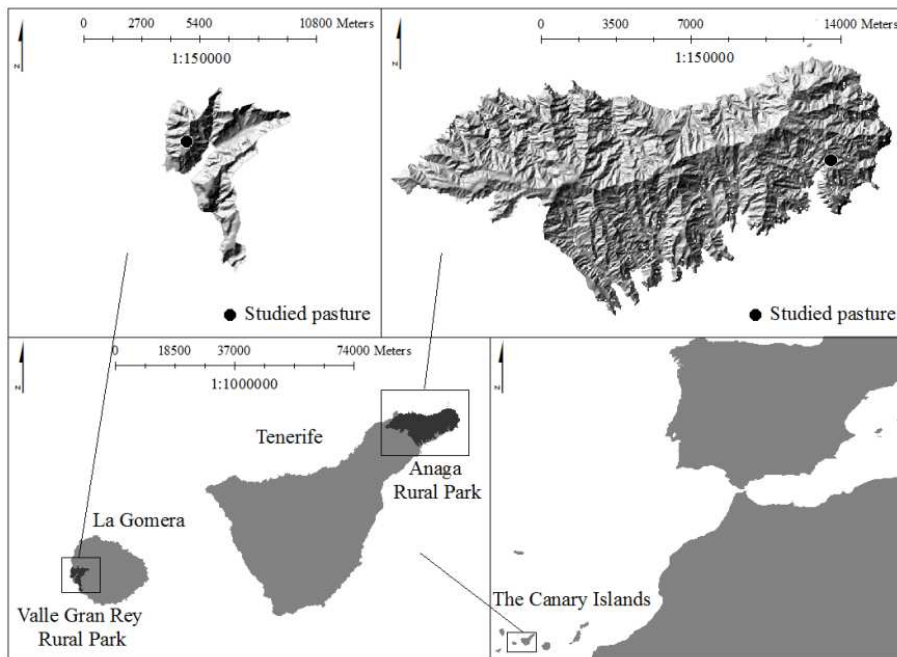


Figure 1: Maps of the Canary Islands, Tenerife and La Gomera Island and Valle Gran Rey and Anaga Rural Parks showing the study sites.

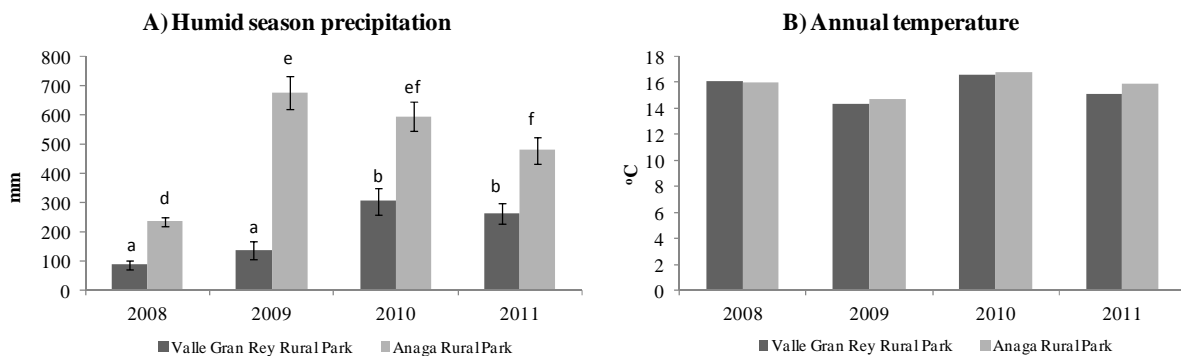


Figure 2: A) Mean humid season (October-March) precipitation from the meteorological stations closest to the study sites for each study year. Information provided by the State Agency of Meteorology (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Spain). Bars indicate standard error (S.E.). Different letters above the bars indicate significant differences (two-way permutational-repeated

measures ANOVA, 9999 permutations, $p \leq 0.05$; Pair-wise t test, $p \leq 0.05$). A) Annual temperature of the plots located in Valle Gran Rey and Anaga Rural Parks for each study year. Data provided by two HOBO H8 Pro Series Loggers located in each study site.

Experimental design

In 2007, five and four exclosure cages, which prevented goats from grazing, with two exclusion plots (100 m²) inside them, and two control plots (100 m²) beside each of them were located in grazed pastures of VGRRP and ARP, respectively. Plots were placed at 1 m from the fence to avoid edge effects. The advantage of this paired design is that it minimizes masking grazing exclusion effects by habitat heterogeneity (Noy-Meir et al., 1989). Information from previous projects in the Parks allowed us to choose the study pastures based on the presence of flat areas that allowed the assembly of the exclosures, the logistic support of the park managers, the involvement of young farmers that ensured the viability of this research in the long term. The stocking rates (0.31 Animal Units ha⁻¹ in VGRRP and 0.16 AU ha⁻¹ in ARP) and significant differences in net primary productivity (104.16 g m⁻² ± 31.74 in VGRRP, reaching up to 170 g m⁻² in wet years, and 222.45 g m⁻² ± 88.90 in ARP, surpassing the 450 g m⁻² in wet years) were also all known.

Half of the plots were used to record vascular plant species, which were given a visual estimate of percentage of cover (using a 10-point scale: 1: traces; 2: <1% of cover in the plot; 3: 1–2%; 4: 2–5%; 5: 5–10%; 6: 10–25%; 7: 25–50%; 8: 50–75%; 9: >75%; 10: 100%). Based on species composition data, we calculated the species richness of 13 functional groups taking into account life history, habit and growth forms that have been shown to reflect grazing effects on vegetation (Lavorel et al., 1997; McIntyre and Lavorel, 2001; Pueyo et al., 2006). We also included the endemic origin (Canarian and Macaronesian region) of the shrub groups, which have been proven to be important in Canarian agroecosystems (Garzón-Machado et al., 2010; Fernández-Lugo et al., 2012). These groups

were erect annual forbs, erect perennial forbs, prostrate annual forbs, rosette annual forbs, rosette perennial forbs, geophyte forbs, annual grasses, perennial grasses, annual legumes, endemic shrub legumes, non-endemic shrub legumes, shrubs and endemic shrubs.

In these plots, the percentage of bare ground was estimated using two diagonal point-quadrat transects (each 15 m long; Daget and Poissonet, 1995), where point samples were taken every 0.3 m (i.e., there were 100 points per plot). The frequency of each ground element (bare soil, rock, stone and litter) was calculated. Additionally, mixed soil samples were collected from each plot, at 0–10 cm depth and at 30 cm from the outside of each plot corner (to avoid perturbation of the plot) and pH, Olsen P (ppm), percentage of organic matter (% O.M.), and available cations in cmol kg^{-1} (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) were determined.

The other half of the plots were used to analyze the net primary productivity (NPP) of the herbaceous species in the peak of live biomass by means of two random harvests of 1 m^2 in size by plot. Harvests were classified into grasses, legumes and other families, oven dried at 60 °C and dry weighed, then biomass energetic value (kcal g^{-1}) and condensed tannin content (w/w %) were analyzed.

Data were collected in the spring (April-May), when most of the species were likely to occur in the study area, each year from 2008 to 2011.

Statistical analysis

To test our hypothesis a distance based permutational-repeated measures MANOVA (Anderson et al., 2008) was fitted, with exclusion, site (ARP vs. VGRRP) and year (four repeated measures) used as fixed factors and the plots as a paired factor. The analyses were based on Bray-Curtis distances of the cover data of vascular species and of the richness data of functional groups for taxonomical and functional composition, respectively. A square-root transformation was applied to species data to lessen the

influence of some prevalent species and increase the weight of rare species. PERMANOVA fitted for percentage of bare ground, standardized data of soil chemical properties, net primary productivity (NPP) and standardized data of forage quality (energetic value and tannin content) were based on Euclidian distances. Significant term and interaction were investigated using posteriori pairwise comparisons with the PERMANOVA t-statistic. A maximum of 9999 permutations were used to obtain the p -values ($p \leq 0.05$) in each data set and the Monte Carlo Correction was applied where necessary.

When differences were detected, a similarity percentage (SIMPER; Clarke, 1993) routine was performed. A Bray-Curtis distance was used to identify the taxa and functional groups that contributed most to the dissimilarity among grazed and excluded plots, and Euclidean distance was used in the remaining data-sets analysed with the same routine. Primer 6 and Permanova + (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK) was used to perform all statistical procedures.

Results

We found a total of 190 species belonging to 44 families, 29% of the species were common to both sites (Appendix). Grazing exclusion affected species and functional composition. However, this effect was only significant in the most productive study site (ARP) (table 1). Species and functional groups responsible for the changes that occurred after exclusion are presented using the results from the SIMPER procedure. Many species and functional groups play more or less consistent roles (mean dissimilarity to SD ratio higher than 1) in determining the dissimilarity between grazed and excluded plots in ARP. Table 2 lists the 10 taxa and the nine functional groups which contributed most to these differences. The grasses *Phalaris coerulescens* and *Avena sterilis*, the forb *Sanguisorba megacarpa* and the shrub *Euphorbia lamarckii* were more abundant in grazed plots, whereas the shrubs *Periploca laevigata* and *Phagnalon saxatile* and the forbs *Oxalis pes-caprae*, *Arisarum simorrhinum*, *Tolpis barbata* and *Sedum rubens* were

more abundant in excluded plots. The functional groups annual legumes (22 spp.), prostrate annual forbs (4 spp.) and rosette perennial forbs (1 spp.) were more abundant in grazed plots, while erect annual forbs (44 spp.), endemic shrubs (14 spp.), erect perennial forbs (8 spp.), geophyte forbs (9 sp.), shrubs (4 spp.) and annual grasses (18 spp.) were more abundant in excluded plots. Detected interactions suggest that species and functional composition differed in each site depending on the study year (table 1).

Table 1: Summary of permutational-repeated measures MANOVA fitted for species and functional composition. *Pair-wise *t* test indicates that exclusion effect is only significant in ARP (9999 permutations, $p \leq 0.05$).

	Species composition		Functional composition	
	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)
Exclusion	1.54	0.14	4.06	0.01
Site	145	0.00	69.32	0.00
Year	2.35	0.00	4.53	0.00
Exclusion *Site	2.22	0.05*	3.43	0.02*
Exclusion * Year	0.20	0.99	0.32	0.99
Site*Year	1.69	0.05	2.82	0.01
Exclusion*Site*Year	1.54	0.14	0.26	0.99

The frequency of bare ground (0.20 ± 0.02 S.E. and 0.12 ± 0.02 S.E. in VGRRP and ARP respectively) was not affected by grazing abandonment but differed in each site depending on the study year. Exclusion affected soil chemical properties, but this effect was only significant in the less productive site (VGRRP) (table 3). The SIMPER procedure indicated that O.M, P and the cations Na^+ and K^+ contributed most to the differences between grazed and excluded plots, although they are not very useful discriminating variables for the two groups (fig. 3). In VGRRP, O.M. availability was low in excluded plots ($2.18 \% \pm 0.28$ S.E), but increased to $3.31 \% \pm 0.30$ S.E with grazing. Phosphorus availability in the studied pasture was also low in excluded plots ($10.05 \text{ ppm} \pm 1.13$ S.E.), but increased to $16.10 \text{ ppm} \pm 1.76$ S.E. with grazing. Contents of exchangeable cations are high in this pasture. In excluded plots Na^+ content is $1.74 \text{ cmol kg}^{-1} \pm 0.11$ S.E., K^+ is $1.52 \text{ cmol kg}^{-1} \pm 0.08$ S.E., Mg^{2+} is $12.20 \text{ cmol kg}^{-1} \pm 0.47$ S.E. and Ca^{2+} is $52.26 \text{ cmol kg}^{-1} \pm 0.91$ S.E.. Contents of exchangeable cations are always lower in grazed plots (fig. 3). In VGRRP soils are moderately alkaline, 7.97 in both, excluded and grazed plots.

Table 2: Results of the SIMPER procedure conducted to discriminate grazed and excluded plots of the Anaga Rural Park (ARP) by the species (average dissimilarity 29.72) and functional composition (average dissimilarity 14.79). The 10 taxa which contribute most to the differences between excluded and control plots and the nine higher contributing functional groups, using a cut-off percentage of 90 %, are listed. Av. Abund: average abundance of taxa/functional groups; Av. Dissimilarity: average dissimilarity between excluded and control plots of taxa/functional groups; Diss/SD: mean dissimilarity to standard deviation ratio of taxa/functional groups.

	Grazed Av. Abund	Excluded Av. Abund	Av. Dissimilarity	Diss/SD	Contribution % to Av. Diss	Cumulative %
Species composition						
<i>Phalaris coerulescens</i>	0.89	0.73	0.48	1.19	1.62	1.62
<i>Periploca laevigata</i>	0.64	1.46	0.47	1.26	1.57	3.19
<i>Oxalis pes-caprae</i>	0.57	0.83	0.44	1.11	1.47	4.66
<i>Phagnalon saxatile</i>	0.35	1.03	0.43	1.29	1.45	6.11
<i>Arisarum simorrhinum</i>	0.18	0.93	0.43	1.49	1.44	7.55
<i>Sanguisorba megacarpa</i>	1.08	0.44	0.43	1.21	1.43	8.98
<i>Euphorbia lamarckii</i>	1.10	0.73	0.42	1.11	1.42	10.40
<i>Tolpis barbata</i>	0.64	1.36	0.41	1.23	1.39	11.79
<i>Avena sterilis</i>	1.33	1.10	0.41	1.21	1.38	13.17
<i>Sedum rubens</i>	0.80	1.06	0.39	1.10	1.31	14.48
Functional composition						
Erect annual forbs	19,88	24,13	4,26	1,42	29,21	29,21
Annual legumes	14,81	13,94	2,09	1,33	14,32	43,53
Endemic shrubs	3,75	5,25	1,36	1,33	9,35	52,88
Erect perennial forbs	3,00	3,06	1,28	1,25	8,82	61,70
Geophyte forbs	2,69	3,75	1,19	1,33	8,15	69,85
Shrubs	1,75	2,38	1,00	1,39	6,83	76,68
Annual grasses C3	11,31	11,63	0,96	1,27	6,60	83,28
Prostrate annual forbs	1,56	1,50	0,65	1,13	4,47	87,75
Rosette perennial forbs	0,75	0,31	0,44	1,20	3,03	90,78

Table 3: Summary of permutational-repeated measures MANOVA fitted for bare ground, soil chemical properties, NPP and biomass nutritive value. *Pair-wise *t* test indicate that exclusion effect is only significant in RPVGR (9999 permutations, $p \leq 0.05$).

	Bare ground		Soil chemical properties		PPN		Biomass nutritive value	
	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)
Exclusion	1.45	0.21	7.88	0.00	4.45	0.01	2.48	0.06
Site	16.12	0.00	339.87	0.00	24.91	0.00	1.08	0.35
Year	30.36	0.00	10.74	0.00	9.79	0.00	34.14	0.00
Exclusion*Site	0.48	0.63	3.09	0.05*	1.29	0.27	2.35	0.08
Exclusion*Year	0.20	0.99	0.19	0.99	1.80	0.08	1.53	0.17
Site*Year	4.83	0.00	1.34	0.24	4.16	0.00	1.05	0.38
Exclusion*Site*Year	0.16	0.99	1.33	0.23	1.74	0.10	1.40	0.23

NPP (99.29 ± 8.69 and 226.68 ± 26.24 g m⁻² of dry matter in VGRRP and ARP, respectively) was always higher in exclusion plots, although its components (grasses, legumes and other families) did not consistently discriminate between grazed and excluded plots (fig. 4). NPP varied on each island depending on the study year as did biomass quality (929.23 ± 12.57 kcal g⁻¹ and 0.58 ± 0.03 % w/w of condensed tannins on average) (table 3).

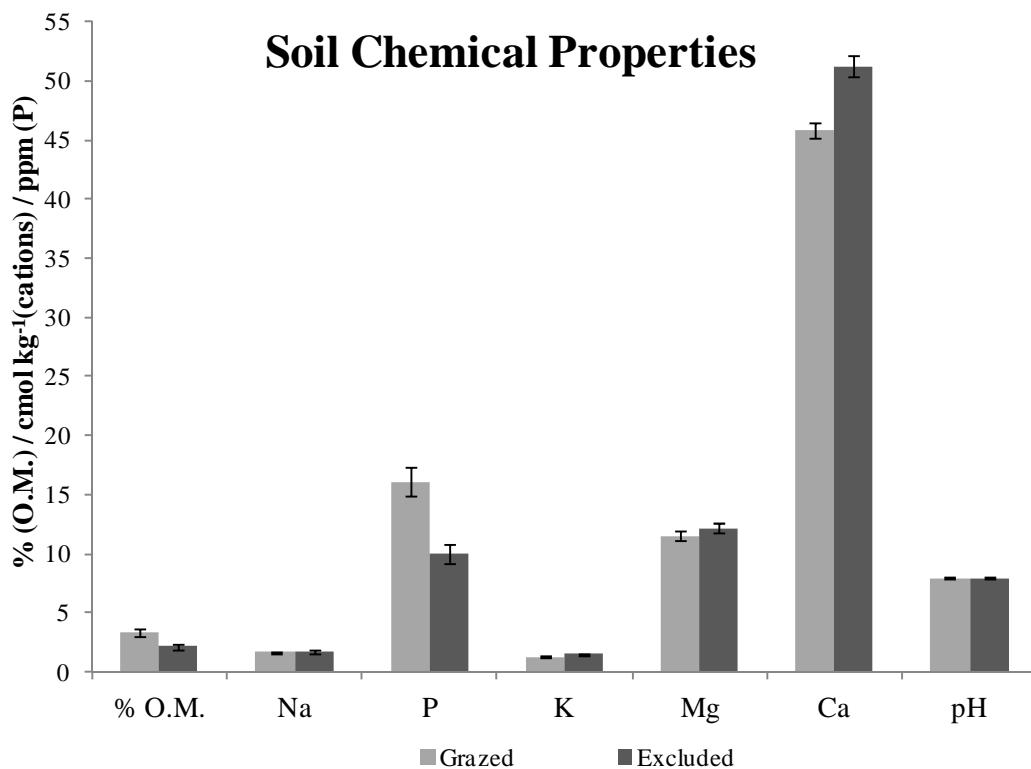


Figure 3: Mean soil values for those variables that contribute most to the dissimilarity (cut-off percentage of 99 %; SIMPER) of the grazed and excluded plots in VGRRP. Bars indicate standard error (S.E.). SIMPER procedure indicated that O.M. contribution to the average dissimilarity is 28.56% with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.81, Na⁺ contribution to the average dissimilarity is 23.18% with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.77, P contribution to the average dissimilarity is 22.87% with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.63, K⁺ contribution to the average dissimilarity is 16.03% with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.64, Mg²⁺ contribution to the average dissimilarity is 6.52% with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.77, Ca²⁺ contribution to the average dissimilarity is 2.03 % with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.99.

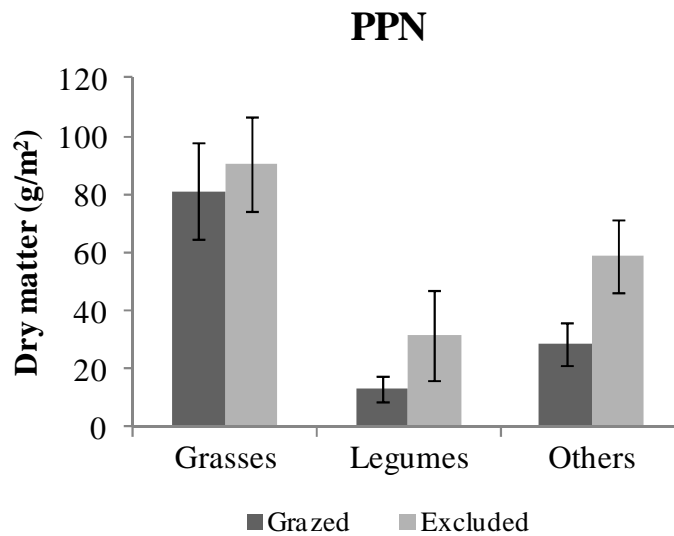


Figure 4: Mean PPN values for grasses, legumes and other families for grazed and excluded plots of both study sites. Bars indicate standard error (S.E.). SIMPER procedure indicated that grasses contribution to the average dissimilarity is 50.55 % with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.65, legumes contribution to the average dissimilarity is 25.36 % with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.30 and other families contribution to the average dissimilarity is 24.10 % with a mean dissimilarity to SD ratio of 0.44.

Discussion

As predicted, grazing abandonment effects on species and functional composition is only evident in the most productive pasture (ARP), which is supported by the general model of Milchunas et al. (1988) and the small scale approach of Osem et al. (2002), who propose that the magnitude of grazing effects are a function of productivity. According to these authors, different grazing effects across productivity levels may result from the interaction between grazing, resource availability and plant species competition for limiting resources. In the most productive environments, grazing has greater effects on community composition and structure, given that canopy resources (light), which are altered by grazing, limit these variables: increased light availability leads to greater competitive exclusion in favoured species. However, in less productive sites, plant community response to grazing is small due to the limiting effect of soil resources (water and nutrients) in plant growth.

Following the global trend, grazing favours plant species with a prostrate habit or rosette architecture over accessible erect plants (Díaz et al., 2007). In Mediterranean-climate regions, annual species, which lack temporal continuity in their exposure to herbivore pressure, are favoured by grazing (Noy-Meir et al., 1989; Saïd, 2001). Thus, a higher effect of grazing abandonment on erect perennial forbs than on erect annual forbs might be expected, however the studied areas are dominated by annual species, which can mask these differences. Changes in species composition detected by SIMPER seem to be a reflection of detected changes in functional groups with the erect annual forbs *T. barbata* and *S. rubens* increasing their abundance after abandonment and the rosette perennial forb *S. megacarpa* being more abundant in grazed plots.

The detected increase in the abundance of shrubs (Macaronesian endemic and native) following grazing exclusion agrees with long term studies on managed ecosystems of the Archipelago (Bermejo et al., 2012; Fernández-Lugo et al., 2012). In Mediterranean landscapes, goats behave mainly as browsers (Bartolome et al., 1998), leading to a reduction in woody vegetation cover (Gabay et al., 2011), but after abandonment, shrub species have the opportunity to increase following the path of secondary succession (Castro and Freitas, 2009). Endemic plant species of the islands belonging to the Macaronesian region have evolved with almost no herbivore pressure and may not have become adapted to it (Sundseth, 2009), which explains the higher contribution of endemic shrubs to the dissimilarity between grazed and excluded plots.

The Mediterranean origin *P. laevigata* and *P. saxatile* are the two most abundant shrub taxa in absence of grazing. Both taxa have average nutritive values (Robles and Passera, 1995; Arévalo et al., 2012), since they are an important forage resource in an area dominated by annual species. Additionally, *P. laevigata* response to grazing seem to be consistent with similar studies in the Canaries (Fernández-Lugo et al., 2009, 2012; Arévalo

et al., 2011). In grazed plots, the endemic shrub *E. lamarkii*, typical of successional stages of the potential vegetation, is more abundant. The latex of this species is rich in secondary metabolites and goats do not graze it very often. Moreover, we have noticed that in excluded plots, seedlings of this species do not usually grow successfully, which could be due to the lower availability of light because of the higher herbaceous productivity of these plots.

Higher abundance of geophytes in excluded plots may be the result of grazing damage on storage organs and the resulting negative effect on the group (Dupré and Diekmann, 2001). However, some studies suggest that geophytes are not affected by grazing in number or in proportion of species (McIntyre et al. 1995) or that there is a positive effect of grazing on geophyte diversity (Hadar et al., 1999). In fact, a study by Noy-Meir and Oron (2001) not only showed a significant trend of higher geophyte density in grazed compared to protected sites, but also a large group of geophytes that did not show any consistent pattern and a minority of sites where geophytes increased with protection. These authors argue that different results can be the consequence of morphological and taxonomic attributes; therefore species with narrow leaves and short in size are favoured by grazing, while species with broad leaves may be negatively affected by trampling and defoliation. This hypothesis supports our result of *O. pes-caprae* and *A. simorrhinum*, both broad-leaved species, being more abundant in excluded plots. Furthermore, *O. pes-caprae* is an invasive weed, whose presence has been related to grazing exclusion in previous studies (Fernández-Lugo et al., 2009) and for which goats can be a suitable tool of control (García et al., 2012).

Although annual grasses are expected to decline after grazing cessation (McIntyre and Lavorel, 2001), we found a higher abundance of this group in excluded plots. Plant size has been shown to be an important factor in determining the response of annual species to grazing protection

(Osem et al., 2004). Detected annual grasses include both tall (e.g., *Avena barbata*, *Briza maxima*, *Cynosurus echinatus*, etc.) and small (e.g., *Aira caryophylla*, *Catapodium rigidum*, *T. distachya*, etc.) size grasses, hence, in the studied pastures, annual grasses may be a broad group with a wide range of responses to exclusion. *A. sterilis*, which is a tall annual grass, is more abundant in grazed plots, but this species has showed both a decline and an increase after grazing protection depending on productivity, grazing intensity or the presence of taller species (Noy-Meir et al., 1989; Osem et al., 2004). The perennial grass *P. coerulescens* was also more abundant in grazed plots, which may be related to its richness in secondary compounds (Colegate et al., 1999) and its ability to persist within moderate grazing systems (Watson et al., 2000).

The detected higher abundance of annual legumes in presence of grazing seem to be consistent with other studies carried out in managed ecosystems on the islands (Bermejo et al., 2012; Fernández-Lugo et al., 2012). This can be related to the fact that most of the species of this group are small-sized legumes (e.g., *Medicago* spp., *Trifolium* spp.) classified as grazing increasers (Noy-Meir et al., 1989), and where there is a positive effect of grazing on the seed banks of these species (Russi et al., 1992; Sternberg et al., 2003).

The stocking rates to which the studied pastures are subjected do not seem to negatively affect percentage of bare ground, which agrees with Fernández-Lugo et al. (2012) and is due to these ecosystems being the result of centuries of human practices adapted to rough environmental conditions. The same assumption can be made to explain the absence of differences in forage quality, since it is known that grazing can alter quality by favouring the production of secondary compounds or altering the forage's nutritive value (Skarpe and Hester, 2008).

Grazing can affect soil chemical properties by altering the soil nutrient cycle (Harrison and Bardgett, 2008), but we only detected some

changes in the less productive VGRRP. Absence of differences in the more productive ARP can be explained by the higher surface runoff and soil leaching as result of higher precipitation rates (Djodjic et al., 2004), the highest stocking rate of this pasture may be also promoting the detected differences. Deposition of urine and feces associated to grazing can increase soil mineralization (Crawley, 1997), favouring soil fertility in grazed plots, as indicated by the increase detected in O.M. and P content. VGRRP pasture has a high content in individual exchangeable cations so their increase after exclusion does not favour soil fertility. A decrease in individual exchangeable cations with grazing and increasing stocking rate is consistent with the results of Fernández-Lugo et al. (2009) and Arévalo et al. (2007) in other pastures of the Archipelago. The increase of these cations may be related with higher leaching in grazed areas due to soil removal (Sakadevan et al., 1993; Mohr et al., 2005) and with higher rates of litter deposition, and consequently higher mineralization, owing to the higher productivity of excluded plots.

In agreement with global trends, grazing effects on NPP were negative (Milchunas and Lauenroth, 1993). NPP is an essential characteristic for maintaining animal production. However since the differences detected are not drastic and are not accompanied by an increase in bare ground or a decrease in forage quality, we cannot see this result as a symptom of overexploitation.

Climatic variability of non-equilibrium ecosystems may mask or even nullify grazing effects (Biondini et al., 1998; Gillen and Sims, 2004). The study year, as an expression of interannual climatic variability, significantly affects most of the study variables. However, no interaction was found between grazing and year, which indicates the consistence of our results.

Conclusions

Short-term goat grazing abandonment may alter plant species and functional composition, NPP and soil fertility of traditionally managed pastures. Whereas the increase in NPP after exclusion is consistent among study sites, effects on plant species and functional composition are only apparent in the most productive pastures and effects on soil fertility are only manifest in the driest and least productive sites. Although they may differ in magnitude, based on previous studies (Arévalo et al., 2007, 2011; Bermejo et al., 2012; Fernández-Lugo et al., 2012), more changes are expected in the long-term. Based on these results, we consider goat grazing as necessary for maintaining the functional and species composition of traditional agroecosystems, however, we also suggest controlling it over time, allowing some periods of rest to give endemic shrub species time to recover from nearby propagule sources, when possible, and to get a greater NPP of the herbaceous species. Additionally, we consider it important to highlight that the local population have a high dependence on goat products, grazing is an indispensable activity to preserve native breeds and that traditional management and derived landscapes are an attraction for the tourism sector favouring the economic development of rural areas (Bermejo, 2003). Therefore abandonment of this activity would also affect heritage, social, economic and biological values of protected pastures.

Acknowledgements

This work was performed with financial support from the University of La Laguna (through the ULL-Research Support Program) and the Spanish Ministry of Science and Innovation (project CGL2006-06471 and FPU scholarship for Silvia Fernández Lugo). Many thanks to the nice staff of the Parque Rural de Anaga and Parque Rural de Valle Gran Rey, and to the students of the Ecology Department (University of La Laguna) for their help in the fieldwork. We would especially like to thank the goat herders of the islands for their cooperation with the projects of the group.

References

- Alados, C., El Aich, A., Papanastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D., Cabezudo, B., 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecol. Mod.* 180, 523-535.
- Anderson, M., Gorley, R., Clarke, K., 2008. *Permanova+ for primer: Guide to software and statistical methods*. Primer-E Ltd., Plymouth.
- Angermeier, P.L., 2000. The natural imperative for biological conservation. *Cons. Biol.* 14, 373-381.
- Arévalo, J.R., Chinaea, E., Barquín, E., 2007. Pasture management under goat grazing on Canary Islands. *Agri. Eco. Env.* 118, 291-296.
- Arévalo, J.R., de Nascimento, L., Fernández-Lugo, S., Camacho, A., Mata, J., Bermejo, L., 2011. Effects of abandoning long-term goat grazing on species composition and species richness of pastures at La Gomera, Canary Islands. *SJAR* 9, 113-123.
- Arévalo, J.R., Mora, J.L., Chinaea, E., 2012. Forage quality of native pastures on Lanzarote Island (Canary Islands). *JFAE* 10, 696-701.
- Bartolome, J., Franch, J., Plaixats, J., Seligman, N.G., 1998. Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heath-woodland range. *J. Range Manage.* 51, 383-391.
- Baydack, R.K., Campa, III H.C., 1999. Setting the context, in: Baydack, R.K., Campa, III H.C., Haufler, J.B. (Eds.), *Practical Approaches to the Conservation of Biological Diversity*. Island Press, Washington D.C., pp. 3-16.
- Bermejo, L.A., de Nascimento, L., Mata, J., Fernández-Lugo, S., Camacho, A., Arévalo, J. R., 2012. Responses of plant functional groups in grazed and abandoned areas of a Natural Protected Area. *BAE* doi:10.1016/j.baae.2012.05.004
- Bermejo, L.A., 2003. *Conservación de los recursos genéticos caprinos en los espacios protegidos de Canarias: Impacto social y ambiental*. Ph.D. thesis, Universidad de Córdoba, Córdoba, Spain.
- Biondini, M.E., Patton, B.D., Nyren, P.E., 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a Northern mixed-grass prairie, USA. *Ecol. Appl.* 8, 469-479.
- Bond, W.J., Woodward, F.I., Midgley, G.F., 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165, 525-538.
- Campbell, K., Donlan, C.J., 2005. Feral goat eradications on islands. *Cons. Biol.* 19, 1362-1374.
- Castro, H., Freitas, H., 2009. Aboveground biomass and productivity in the Montado: from herbaceous to shrub dominated communities. *J. Arid Env.* 73, 506-511.

- Cingolani, A.M., Noy-meir, I., Díaz, S., 2009. Grazing effects on rangeland diversity : a synthesis of contemporary models. *Ecol. Appl.* 15, 757-773.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18, 117-143.
- Cocca, G., Sturaro, E., Gallo, L., Ramanzin, M., 2012. Is the abandonment of traditional livestock farming systems the main driver of mountain landscape change in Alpine areas? *Land Use Policy* 29, 878-886.
- Colegate S.M., Anderton N., Edgar J., Bourke, C.A., Oram, R.N., 1999. Suspected blue canary grass (*Phalaris coerulescens*) poisoning of horses. *Aust. Vet. J.* 77, 537-538.
- Crawley, M.J., 1997. Plant-herbivore dynamics, in: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford, pp. 401-474.
- Daget, P., Poissonet, J., 1995. Méthodes d'étude de la végétation des pasturages, in: Daget, P., Godron, M. (Eds.), *Pastoralisme. Troupeaux, Espaces et Sociétés*. Hatier, Paris, pp. 87-100.
- De Bello, F., Lavorel, S., Gerhold, P., Reier, Ü., Pärtel, M., 2010. A biodiversity indication framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biol. Cons.* 143, 9-17.
- De Bello, F., Lepš, J., Sebastià, M.T., 2007. Grazing effects on species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *J. Veg. Sci.* 18: 25-34.
- Del Arco, M., Pérez de Paz, P.L., Acebes, J.R., González-Mancebo, J.M., Reyes-Betancort, J.A., Bermejo, J.A., de Armas, S., González-González, R., 2006. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Ann. Bot. Fenn.* 43, 167-192.
- Del Arco, M., Rodríguez-Delgado, O., Acebes, J.R., García-Gallo, A., Pérez de Paz, P.L., González-Mancebo, J.M., González-González, R., Garzón-Machado, V., 2009. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Gomera (Canary Islands). *Ann. Bot. Fenn.* 46, 161-191.
- Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P., Augustine, D.J., 2009. Livestock as ecosystems engineers in semiarid rangelands: Addressing grasslands birds habitat in the Western Great Plains of North America. *Rangeland Ecol. Manag.* 62, 111-118.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell B.D., 2007. Plant trait responses to grazing: a global synthesis. *Glob. Change Biol.* 13, 313-341.
- Djodjic, F., Börling, K., Bergström, L., 2004. Phosphorus leaching in relation to soil type and soil phosphorus content. *J. Environ. Qual.* 33,678-684.

- Dupré, C., Diekmann, M., 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grassland in southern of Sweden. *Ecography* 24, 275-286.
- Eken, G., Bennun, L., Brooks, T.M., Darwall, W., Fishpool, L.D.C., Foster, M., Knox, D., Langhammer, P., Matiku, P., Radford, E., Salaman, P., Sechrest, W., Smith, M.L., Spector, S., Tordoff, A., 2004. Key biodiversity areas as site conservation targets. *Bioscience* 54, 1110-1118.
- Fernández-Lugo, S., Arévalo, J.R., Nascimento, L., Mata, J., Bermejo, L.A., 2012. Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands). *AVS* doi:10.1111/j.1654-109X.2012.01211.x
- Fernández-Lugo, S., de Nascimento, L., Mellado, M., Bermejo, L.A., Arévalo, J.R., 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agri. Eco. Env.* 132, 276-282.
- Gabay, O., Perevolotsky, A., Bar Massada, A., Carmel, Y., Shachak, M., 2011. Differential effects of goat browsing on herbaceous plant community in a two-phase mosaic. *Plant Ecol.* 212, 1643-1653.
- García, R.R., Celaya, R., García, U., Osoro, K., 2012. Goat grazing, its interactions with other herbivores and biodiversity conservation issues. *Small Ruminant Res.* doi: [10.1016/j.smallrumres.2012.03.021](https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2012.03.021).
- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., del-Arco-Aguilar, M., Pérez de Paz, P.L., 2010. Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biol. Cons.* 143, 2685-2694.
- Gillen, R.L., Sims, P.L., 2004. Stocking rate, precipitation and herbage production on sand sagebrush-grassland. *J. Range Manag.* 55, 148-152.
- Gobierno de Canarias, 1994. Ley 12/1994, de 19 de diciembre, de Espacios Naturales de Canarias. *Boletín Oficial de Canarias*, 24 de Diciembre de 1994, N°157.
- Hadar, L., Noy-Meir, I., Perevolotsky, A., 1999. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. *J. Veg. Sci.* 10, 673-682.
- Harrison, K.A., Bardgett, R.D., 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soils and soil biological properties, in: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds.), *The ecology of browsing and grazing*. Springer, Berlín, pp. 201-216.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystem. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 477-503.

- Klimek, S., Richter, A., Hofmann, M., Isselstein, J., 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biol. Cons.* 134, 559-570.
- Lanta, V., Doležal, J., Lantová, P., Kelísěk, J., Mudrák, O., 2009. Effects of pasture management and fertilizer regimes on botanical changes in species-rich mountain calcareous grassland in Central Europe. *Grass Forage Sci.* 64, 443-453.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474-478.
- Martínez, A., Acosta, J., Vega-Pla, J.L., Delgado, J.V., 2006. Analysis of the genetic structure of the Canary goat populations using microsatellites. *Livest. Sci.* 102, 100-140.
- McIntyre, S., Lavorel, S., 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: Steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.* 89, 209-226.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Tremont, R.M., 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 83, 31-44.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. *Ecol. Monogr.* 63, 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* 132, 87-106.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington D.C.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L.W., Topp, W., 2005. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biol. Biochem.* 37, 693-700.
- Myers, N., Cowling, R.M., 1999. Mediterranean Basin, in: Mittermeier, R.A., Meyers, N., Gil, P.R., Mittermeier, C.G. (Eds.), *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. CEMEX, Mexico, pp. 254-267.
- Noy-Meir, I., Oron, T., 2001. Effects of grazing on geophytes in Mediterranean vegetation. *J. Veg. Sci.* 12, 749-760.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. Ecol.* 77, 290-310.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *J. Ecol.* 90, 936-946.

- Osem, Y., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *J. Ecol.* 92, 297-309.
- Peco, B., Sánchez, A.M., Azcárate, F.M., 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agri. Eco. Env.* 113, 284-294.
- Perevolotsky, A., Seligman, N.G., 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. Inversion of a paradigm. *Bioscience* 48, 1007-1017.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'neil, J.A.S., Onsi, D.E., Corzilius, D.B., 1992. Conserving Biological Diversity in Agricultural/Forestry Systems. *Bioscience* 42, 354-362.
- Pueyo, Y., Alados, C.L., Ferrer-Benimeli, C., 2006. Is the analysis of plant community structure better than common species-diversity indices for assessing the effects of livestock grazing on a Mediterranean arid ecosystem? *J. Arid Env.* 64, 698-712.
- Robles, A.B., Passera, C.B., 1995. Native forage shrubs in south-eastern Spain: forage species, forage phytomass, nutritive value and carrying capacity. *J. Arid Env.* 30, 191-196.
- Russi, L., Cocks, P.S., Roberts, E.H., 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *J. Appl. Ecol.* 29, 763-771.
- Saïd, S., 2001. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). *Plant Ecol.* 162, 67-76.
- Sakadevan, K., Mackay, A.D., Hedley, M.J., 1993. Influence of sheep excreta on pasture uptake and leaching losses of sulfur, nitrogen and potassium from grazed pastures. *Aust. J. Soil Res.* 31, 151-162.
- Skarpe, C., Hester, A., 2008. Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics, in: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds.), *The ecology of browsing and grazing*. Springer, Berlín, pp. 217-261.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *J. Veg. Sci.* 14, 375-386.
- Sundseth, K., 2009. Natura 2000 in the Macaronesian Region. Office for Official Publications of the European Communities, Luxemburgo. <http://ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/biogeos/Mediterranean.pdf>.
- Verdu, J.R., Crespo, M.B., Galante, E., 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 9:1707-1721.
- Watson, R.W., McDonald, W.J., Bourke, C.A., 2000. Phalaris pastures. Agfact P2.5.1, 2nd edn. NSW Agriculture, Orange, NSW.

Appendix: Plant species recorded during this research (190 spp.) for each study site. VGRRP: Valle Gran Rey Rural Park; ARP: Anaga Rural Park; Er-an-forb: erect annual forbs; Er-pe-forb: erect perennial forbs; Po-an-forb: prostrate annual forbs; Ro-an-forb: rosette annual forbs; Ro-pe-forb: rosette perennial forbs; Ge-forb: geophyte forbs; An-grass: annual grasses; Pe-grass: perennial grasses; An-leg: annual legumes, En-srhub-leg: endemic shrub legumes; Shrub-leg: non-endemic shrub legumes; Shrub: shrubs; En-shrub: endemic shrubs.

Specie	Family	Functional group	VGRRP	ARP
<i>Achyranthes aspera</i>	Amaranthaceae	Er-an-forb		x
<i>Aeonium urbicum</i>	Crassulaceae	En-shrub		x
<i>Aira caryophylla</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Aizoon canariense</i>	Aizoaceae	Po-An-forb	x	
<i>Ajuga iva</i>	Lamiaceae	Shrub	x	
<i>Allium roseum</i>	Alliaceae	Ge-forb		x
<i>Ammi majus</i>	Apiaceae	Er-an-forb	x	
<i>Anagallis arvensis</i>	Primulaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Andryala pinnatifida</i>	Asteraceae	En-shrub		x
<i>Anisantha madritensis</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Anisantha rigida</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Anisantha rubens</i>	Poaceae	An-grass	x	
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Amaranthaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Argyranthemum broussonetii</i>	Asteraceae	En-shrub		x
<i>Argyranthemum frutescens</i>	Asteraceae	En-shrub	x	
<i>Arisarum simorrhinum</i>	Araceae	Ge-forb		x
<i>Aristida adscensionis</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Artemisia thuscula</i>	Asteraceae	En-shrub	x	x
<i>Asphodelus ramosus</i>	Asphodelaceae	Ge-forb	x	x
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	Asphodelaceae	Ge-forb	x	
<i>Astragalus hamosus</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Atractylis cancellata</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	
<i>Avena barbata</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Avena sp.</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Avena sterilis</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae	Er-an-forb		x
<i>Bituminaria bituminosa</i>	Fabaceae	Shrub-leg	x	x
<i>Briza maxima</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Briza minor</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Bromus hordeaceus</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Calendula arvensis</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Campanula erinus</i>	Campanulaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Carex pairae</i>	Cyperaceae	Pe-forb-er		x
<i>Catapodium rigidum</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Cenchrus ciliaris</i>	Poaceae	Pe-grass	x	
<i>Centaurium tenuiflorum</i>	Gentianaceae	Er-an-forb		x
<i>Cerastium glomeratum</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb		x
<i>Chenopodium murale</i>	Chenopodiaceae	Er-an-forb	x	
<i>Cichorium endivia</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	
<i>Convolvulus althaeoides</i>	Convolvulaceae	Pe-forb-er	x	

Specie	Family	Functional group	VGRRP	ARP
<i>Convolvulus siculus</i>	Convolvulaceae	Er-an-forb	x	
<i>Crassula tillaea</i>	Crassulaceae	Po-An-forb	x	
<i>Crepis foetida</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	
<i>Cuscuta planiflora</i>	Convolvulaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Cynara cardunculus</i>	Asteraceae	Ro-pe-forb	x	
<i>Cynosurus echinatus</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Dipcadi serotinum</i>	Liliaceae	Ge-forb		x
<i>Dittrichia viscosa</i>	Asteraceae	Shrub		x
<i>Echium aculeatum</i>	Boraginaceae	En-shrub	x	
<i>Echium leucophaeum</i>	Boraginaceae	En-shrub		x
<i>Echium plantagineum</i>	Boraginaceae	Er-an-forb		x
<i>Erodium botrys</i>	Geraniaceae	Po-An-forb	x	x
<i>Erodium chium</i>	Geraniaceae	Er-an-forb	x	
<i>Erodium cicutarium</i>	Geraniaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Erodium malacoides</i>	Geraniaceae	Er-an-forb	x	
<i>Erodium sp.</i>	Geraniaceae	Er-an-forb	x	
<i>Eruca vesicaria</i>	Brassicaceae	Er-an-forb	x	
<i>Euphorbia berthelotii</i>	Euphorbiaceae	En-shrub	x	
<i>Euphorbia lamarckii</i>	Euphorbiaceae	En-shrub		x
<i>Filago pyramidata</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Forsskaolea angustifolia</i>	Urticaceae	En-shrub	x	
<i>Fumaria muralis</i>	Fumariaceae	Er-an-forb		x
<i>Fumaria parviflora</i>	Fumariaceae	Er-an-forb	x	
<i>Galactites tomentosus</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Galium aparine</i>	Rubiaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Galium murale</i>	Rubiaceae	Er-an-forb		x
<i>Galium parisiense</i>	Rubiaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Galium setaceum</i>	Rubiaceae	Er-an-forb	x	
<i>Galium verrucosum</i>	Rubiaceae	Er-an-forb		x
<i>Geranium dissectum</i>	Geraniaceae	Er-an-forb		x
<i>Geranium rotundifolium</i>	Geraniaceae	Er-an-forb		x
<i>Glaucium corniculatum</i>	Papaveraceae	Er-an-forb	x	
<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	Asteraceae	Ro-an-forb	x	x
<i>Helminthotheca echioides</i>	Asteraceae	Ro-an-forb		x
<i>Herniaria cinerea</i>	Caryophyllaceae	Po-An-forb	x	
<i>Hippocrepis multisiliquosa</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Hirschfeldia incana</i>	Brassicaceae	Er-an-forb		x
<i>Hordeum murinum</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Hyparrhenia hirta</i>	Poaceae	Pe-grass	x	x
<i>Jasminum odoratissimum</i>	Oleaceae	En-shrub		x
<i>Juncus bufonius</i>	Juncaceae	Er-an-forb		x
<i>Kickxia commutata</i>	Scrophulariaceae	Po-An-forb		x
<i>Kickxia scoparia</i>	Scrophulariaceae	En-shrub	x	
<i>Lamarckia aurea</i>	Poaceae	An-grass	x	
<i>Lathyrus sphaericus</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Launaea arborescens</i>	Asteraceae	Shrub	x	
<i>Launaea nudicaulis</i>	Asteraceae	Ro-an-forb	x	x

Specie	Family	Functional group	VGRRP	ARP
<i>Leontodon taraxacoides</i>	Asteraceae	Ro-an-forb	x	x
<i>Linaria micrantha</i>	Scrophulariaceae	Er-an-forb	x	
<i>Linum bienne</i>	Linaceae	Er-an-forb		x
<i>Linum strictum</i>	Linaceae	Er-an-forb	x	
<i>Lobularia canariensis</i>	Brassicaceae	Shrub	x	x
<i>Logfia gallica</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Lolium multiflorum</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Lotus sessilifolius</i>	Fabaceae	En-shrub-leg		x
<i>Lythrum junceum</i>	Lythraceae	Pe-forb-er		x
<i>Malva parviflora</i>	Malvaceae	Po-An-forb	x	
<i>Matthiola parviflora</i>	Brassicaceae	Er-an-forb	x	
<i>Medicago laciniata</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Medicago littoralis</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Medicago minima</i>	Fabaceae	An-leg	x	x
<i>Medicago orbicularis</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Medicago polymorpha</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Medicago truncatula</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Melilotus sulcatus</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Micromeria varia</i>	Lamiaceae	En-shrub	x	x
<i>Misopates orontium</i>	Scrophulariaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Monanthes anagensis</i>	Crassulaceae	En-shrub		x
<i>Muscari comosum</i>	Hyacinthaceae	Ge-forb	x	
<i>Notoceras bicornis</i>	Brassicaceae	Po-An-forb	x	
<i>Ononis reclinata</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Ononis serrata</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Opuntia maxima</i>	Cactaceae	Shrub		x
<i>Ornithogalum narbonense</i>	Hyacinthaceae	Ge-forb	x	x
<i>Orobanche ramosa</i>	Orobanchaceae	Ge-forb	x	x
<i>Oxalis corniculata</i>	Oxalidaceae	Po-An-forb		x
<i>Oxalis pes-caprae</i>	Oxalidaceae	Ge-forb		x
<i>Pallenis spinosa</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Papaver rhoeas</i>	Papaveraceae	Er-an-forb	x	
<i>Parentucellia viscosa</i>	Scrophulariaceae	Er-an-forb		x
<i>Pericallis tussilaginis</i>	Asteraceae	Pe-forb-er		x
<i>Periploca laevigata</i>	Asclepiadaceae	Shrub	x	x
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb		x
<i>Phagnalon saxatile</i>	Asteraceae	Shrub	x	x
<i>Phalaris coerulescens</i>	Poaceae	Pe-grass		x
<i>Plantago afra</i>	Plantaginaceae	Er-an-forb	x	
<i>Plantago arborescens</i>	Plantaginaceae	En-shrub		x
<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	Ro-an-forb	x	
<i>Plantago lagopus</i>	Plantaginaceae	Ro-an-forb	x	x
<i>Plantago ovata</i>	Plantaginaceae	Ro-an-forb	x	
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Rapistrum rugosum</i>	Brassicaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Reichardia tingitana</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Rhamnus crenulata</i>	Rhamnaceae	En-shrub		x

Specie	Family	Functional group	VGRRP	ARP
<i>Romulea columnnae</i>	Iridaceae	Ge-forb		x
<i>Rostraria cristata</i>	Poaceae	An-grass	x	
<i>Rubia fruticosa</i>	Rubiaceae	En-shrub		x
<i>Rumex bucephalophorus</i>	Polygonaceae	Po-An-forb		x
<i>Rumex pulcher</i>	Polygonaceae	Pe-forb-er		x
<i>Sanguisorba megacarpa</i>	Rosaceae	Ro-pe-forb		x
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	Dipsacaceae	Pe-forb-er		x
<i>Schismus barbatus</i>	Poaceae	An-grass	x	
<i>Scilla haemorrhoidalis</i>	Hyacinthaceae	Ge-forb		x
<i>Scolymus hispanicus</i>	Asteraceae	Pe-forb-er	x	x
<i>Scorpiurus muricatus</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Scorpiurus sp.</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Sedum rubens</i>	Crassulaceae	Er-an-forb		x
<i>Sherardia arvensis</i>	Rubiaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Silene apetala</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Silene gallica</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Silene nocturna</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb	x	
<i>Silene vulgaris</i>	Caryophyllaceae	Pe-forb-er		x
<i>Silybum marianum</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	
<i>Sinapis arvensis</i>	Brassicaceae	Er-an-forb	x	
<i>Sisymbrium irio</i>	Brassicaceae	Er-an-forb	x	
<i>Sonchus acaulis</i>	Asteraceae	En-shrub		x
<i>Sonchus asper</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Sonchus oleraceus</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Spergula arvensis</i>	Caryophyllaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Stachys arvensis</i>	Lamiaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Stachys germanica</i>	Lamiaceae	Pe-forb-er		x
<i>Stipa capensis</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Teline canariensis</i>	Fabaceae	En-shrub-leg		x
<i>Tolpis barbata</i>	Asteraceae	Er-an-forb		x
<i>Torilis arvensis</i>	Apiaceae	Er-an-forb	x	x
<i>Torilis nodosa</i>	Apiaceae	Er-an-forb		x
<i>Trachynia distachya</i>	Poaceae	An-grass	x	x
<i>Tragopogon porrifolius</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Trifolium angustifolium</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium arvense</i>	Fabaceae	An-leg	x	x
<i>Trifolium bocconeii</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium campestre</i>	Fabaceae	An-leg	x	x
<i>Trifolium glomeratum</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium ligusticum</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium scabrum</i>	Fabaceae	An-leg	x	x
<i>Trifolium stellatum</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium striatum</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium subterraneum</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Trifolium tomentosum</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Trisetaria panicea</i>	Poaceae	An-grass	x	x

Specie	Family	Functional group	VGRRP	ARP
<i>Urospermum picroides</i>	Asteraceae	Er-an-forb	x	x
<i>Vicia benghalensis</i>	Fabaceae	An-leg	x	x
<i>Vicia disperma</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Vicia monantha</i>	Fabaceae	An-leg	x	
<i>Vicia parviflora</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Vicia pubescens</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Vicia sativa</i>	Fabaceae	An-leg		x
<i>Vulpia myuros</i>	Poaceae	An-grass		x
<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	Campanulaceae	Er-an-forb	x	