

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS ADMINISTRATIVAS, CONTABLES Y
AGROPECUARIAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS AGROPECUARIAS



Registro tesis alterno 100

CARACTERÍSTICAS FOTOSINTÉTICAS EN OCHO GRAMÍNEAS Y TRES
ARBÓREAS NATIVAS DE LOS PASTIZALES DE CANANEA, SONORA.

TESIS

Felix Ayala Alvarez

Santa Ana, Sonora

Noviembre de 2006

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

Características fotosintéticas en ocho gramíneas y tres arbóreas nativas de los pastizales de Cananea, Sonora.

TESIS DE POSGRADO

Sometida a la consideración del Departamento
de Administración Agropecuaria.

de la

División de Ciencias Administrativas, Contables y Agropecuarias
de la Universidad de Sonora.

por

Felix Ayala Alvarez

Como requisito parcial para obtener el grado

de

Maestro en Ciencias Agropecuarias

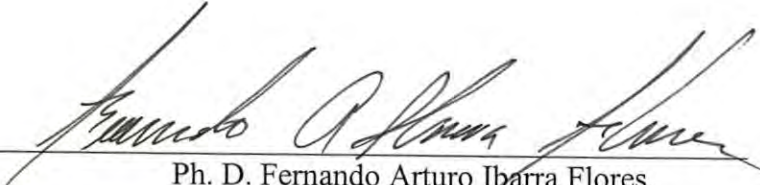
Santa Ana, Sonora.

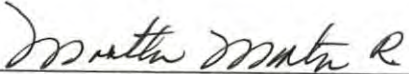
Noviembre de 2006

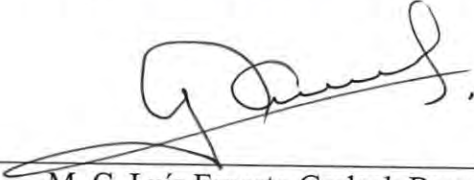
ESTA TESIS FUE REALIZADA BAJO LA DIRECCIÓN DEL COMITÉ TUTORIAL,
APROBADA Y ACEPTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA LA OBTENCIÓN
DEL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS

COMITÉ TUTORIAL:

DIRECTOR: 
Ph. D. Fernando Arturo Ibarra Flores.

ASESOR: 
Ph. D. Martha Hortencia Martín Rivera.

ASESOR: 
M. C. Luís Ernesto Gerlach Barrera.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a mis amigos el Ph. D. Fernando A. Ibarra Flores por apoyarme como director de Tesis, a Ph. D. Martha H. Martín Rivera y a M. C. Luís Ernesto Gerlach Barrera por asesorar el presente trabajo y por la atención extra que me han brindado.

Agradezco a la Universidad de Sonora por las facilidades que me ha dado para poder concluir mi maestría.

Principalmente agradezco a mi padre Ph. D. Felix Ayala Cháirez (†) por todo el apoyo y entusiasmo que mostró hacia mí y a mis estudios para hacerme una persona de bien, tal como él. Le agradezco a mi esposa Liliana Córdova Pérez y a mi hijo Felix Alejandro por estar apoyándome y ser una pieza clave en mi vida. También a mi madre Martha Eugenia Arrizón López y a mis hermanas Yolanda, Anneth y Diana así como a mi hermano Víctor por todo el apoyo que me han brindado durante las diferentes etapas de mi vida. A mis abuelos paternos Juan Ayala R. y Antonia Cháirez y mis abuelos maternos Víctor Arrizón F. (†) y Emerita López D. por el respaldo que siempre he tenido en ellos.

Se agradece a la Universidad de Sonora, al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, a la Fundación Produce, Sonora A. C. y a la Unión Ganadera Regional de Sonora por todo el apoyo brindado en la realización de este trabajo.

DEDICATORIA

Dedico mi trabajo de Tesis a la memoria de un gran científico y maestro, pero mejor hombre, al Ph. D. Felix Ayala Cháirez (†), mi padre. Se que donde esté se siente orgulloso de mí, así como yo lo estoy de él. Le dedico mi trabajo de Tesis de Maestría a mi hijo Felix Alejandro, para que le sirva de ejemplo y así un día él también quiera seguir los buenos pasos de su abuelo como lo estoy haciendo yo.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
Situación actual de los agostaderos.....	5
Condición y tendencia del agostadero.....	6
Producción de zacates.....	7
Descripción de especies de zacates y arbóreas.....	10
Navajita azul [<i>Bouteloua gracilis</i> (H.B.K.) Lag. ex Steud.].....	10
Navajita velluda (<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.).....	10
Navajita morada [<i>Bouteloua chondriosoides</i> (H.B.K.) Benth.].....	11
Banderilla [<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.].....	12
Zacate gigante [<i>Leptochloa dubia</i> (H.B.K.) Nees].....	12
Popotillo plateado [<i>Andropogon hirtiflorus</i> (Ness) Kunth].....	13
Zacate llorón o volador (<i>Eragrostis lugens</i> Ness).....	13
Tres barbas vagabundo (<i>Aristida schiediana</i> Trin. & Rupr.).....	14
Bellota (<i>Quercus emoryi</i> Torr.).....	14
Mezquite [<i>Prosopis juliflora</i> var. <i>Glandulosa</i> (Sw.) DC.].....	15
Gatuño (<i>Mimosa biuncifera</i> Benth.).....	15
Suelos de los agostaderos.....	16
Fotosíntesis.....	18
Asimilación neta de dióxido de Carbono (CO ₂) (Fotosíntesis).....	20
Clorofila.....	21
Transpiración.....	21

Concentración subestomatal.....	22
Resultados de variables fotosintéticas evaluadas en otras especies.....	23
MATERIAL Y MÉTODOS.....	28
Descripción del sitio de estudio.....	28
Metodología.....	31
Selección del sitio de estudio.....	31
Parámetros evaluados.....	32
Diseño experimental y análisis estadístico.....	33
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	38
Asimilación neta de CO ₂	38
Transpiración.....	41
Conductancia estomática.....	43
Concentración intercelular de CO ₂	46
Resistencia estomatal.....	48
Contenido de clorofila.....	50
Coeficiente de transpiración.....	52
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	55
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	56

ÍNDICE DE FIGURAS

		Página
Figura 1.	Clasificación de los agostaderos de acuerdo a su condición.....	8
Figura 2.	Localización del sitio de estudio.....	29
Figura 3.	Ilustración del sitio de estudio que muestra la zona de transición de pastizal mediano abierto y pastizal arbofrutescente en condición regular.....	30
Figura 4.	Equipo portátil de fotosíntesis LCA4 ADC con sistema infrarrojo e intercambio abierto utilizado en el estudio.....	34
Figura 5.	Ilustración de la cámara para hojas angostas utilizada para evaluar variables fotosintéticas.....	35
Figura 6.	Ilustración de la cámara para hojas anchas utilizada para evaluar variables fotosintéticas.....	36
Figura 7.	Ilustración del equipo modelo SPAD-502 utilizado para la medición de la clorofila.....	37
Figura 8.	Precipitación mensual registrada en la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio.....	39
Figura 9.	Asimilación Neta de CO ₂ (Fotosíntesis) en once especies nativas en un pastizal mediano a arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	40
Figura 10.	Transpiración en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	42
Figura 11.	Conductancia estomática en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	44
Figura 12.	Concentración intercelular de CO ₂ en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	47
Figura 13.	Resistencia estomatal en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	49

Figura 14.	Contenido de clorofila en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	51
Figura 15.	Coeficiente de transpiración en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.....	53

RESUMEN

Todo el alimento y los combustibles fósiles y biológicos (biomasa) son derivados de la fotosíntesis. La agricultura es básicamente un sistema para explotar la energía solar a través de la fotosíntesis. La fuente principal de energía para los humanos es la fotosíntesis. El crecimiento de las plantas, en términos de peso seco y ganancias de carbono, tradicionalmente se han medido muestreando, secando, pesando y realizando análisis químicos de materia seca. Sin embargo, las mediciones directas de CO₂ proveen un acercamiento complementario. El rendimiento de los cultivos vegetales depende del tamaño y eficiencia de su sistema fotosintético.

Actualmente existen teorías que explican la desaparición de las especies más deseables para el ganado en los agostaderos bajo una presión de pastoreo, pero ninguna de ellas está relacionada con la fotosíntesis. El objetivo del presente trabajo es determinar la capacidad fotosintética de diferentes especies forrajeras deseables y no deseables de los pastizales, con la finalidad de conocer si la capacidad fotosintética tiene relación con la desaparición de las especies más deseables.

El presente estudio se realizó en el Rancho Experimental de la Universidad de Sonora *Campus* Santa Ana, ubicado en Cananea, Sonora, durante el verano del 2005. Se realizaron tres evaluaciones fotosintéticas al inicio, mitad y al final del periodo del crecimiento activo de las plantas, cada una de ellas durante mañana, medio día y tarde, en ocho especies de pastos y tres de arbóreas. Las variables evaluadas fueron: asimilación neta de CO₂ (fotosíntesis), transpiración, conductancia estomática, concentración intercelular de CO₂, resistencia estomatal y contenido de clorofila en plantas intactas de las especies a probarse. Las evaluaciones para las primeras cinco variables se realizaron utilizando un equipo portátil de fotosíntesis LCA-4 ADC con sistema infrarrojo e intercambio gaseoso

abierto (Analytical Development Co., Hoddesdon, England). Para la determinación del contenido de clorofila en el follaje de las especies se utilizó un medidor de clorofila modelo SPAD-502 (Minolta Co., LTD. Japan). Se utilizó un diseño experimental de bloques al azar con 11 tratamientos y 27 repeticiones. Cada variable evaluada se analizó individualmente mediante un análisis de varianza simple. Cuando se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre tratamientos, se utilizó la prueba de rangos múltiples de Duncan para la comparación de medias.

Todas las especies mostraron diferencias significativas para todas las variables evaluadas. En general, las especies más deseables de gramíneas mostraron mayor ($P \leq 0.05$) asimilación neta de CO_2 y una mayor conductancia estomática y transpiración con rangos de 14-17.3 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 0.15-0.26 ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y 3.98-6.59 ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), respectivamente. Por el contrario, estas mismas especies obtuvieron menor contenido de clorofila y resistencia estomatal con rangos de 25.1-31.4 (%) y 5.37-11.2 ($\text{m}^{-2}\text{smol}^{-1}$), respectivamente.

Los resultados revelan coeficientes de transpiración (H_2O transpirada/ CO_2 asimilado) ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{mol CO}_2$) diferentes entre especies. Las gramíneas con los coeficientes de transpiración menores fueron: popotillo plateado con 239 y gigante con 284; y los valores mayores los obtuvieron: navajita morada con 439 y navajita velluda con 636. Para las arbóreas, las especies con los coeficientes de transpiración menores fueron: mezquite con 314 y bellota con 392; y el valor mayor lo obtuvo el gatuño con 477. Esto indica que las especies con menor coeficiente de transpiración tienen una mayor asimilación neta de CO_2 y son más eficientes en el uso de agua, lo que pudiera contribuir a incrementar su rango de adaptación en agostaderos.

Se concluye que la mayoría de las especies clave en los pastizales tienen como ventaja una mayor asimilación neta de CO_2 con respecto a las menos deseables; pero

generalmente, presentan un bajo contenido de clorofila, resistencia estomatal y alta transpiración, lo cual bajo una fuerte presión de pastoreo las coloca en desventaja en comparación con las menos consumidas, lo que puede contribuir a que las mejores especies sean desplazadas por las menos deseables.

Lo anterior obliga al desarrollo de sistemas de utilización que permitan periodos de descanso para promover la recuperación y reproducción de las especies deseables con el fin de asegurar su permanencia y multiplicación en estos sistemas. Se requiere continuar con este tipo de estudios para encontrar posibles variables fotosintéticas relacionadas con cambios en la diversidad de especies.

ABSTRACT

All the foods and the fossil and biological fuels (biomass) are derived from photosynthesis. Agriculture is basically a system to exploit solar energy through photosynthesis. The main source of energy for humans is photosynthesis. The growth of plants, in terms of dry weight and carbon gains, traditionally has been measured by sampling, drying, weighing and making chemical analyses of dry matter. Nevertheless, direct CO₂ measurements provide a complementary approach. The yield of vegetal crops depends on the size and efficiency of its photosynthetic system.

Nowadays, theories exist that explain the disappearance of the most desirable species for cattle in rangelands under grazing pressure, but none of them are related to photosynthesis. The objective of the present work is to determine the photosynthetic capacity of different desirable and undesirable forage species from rangelands; with the purpose of finding out if photosynthetic capacity is related with the disappearance of most desirable species.

The present study was conducted in the Experimental Ranch of the University of Sonora Campus Santa Ana, located in Cananea, Sonora, Mexico during the summer of 2005. Three photosynthetic evaluations were made, at the beginning, at the middle and at the end of the active growth period of the plants, each one of them were conducted during morning, noon and afternoon, in eight species of grasses and three of arboreal. Evaluated variables were: net assimilation of CO₂ (photosynthesis), transpiration, stomatic conductance, intercellular concentration, stomatal resistance, and chlorophyll content in intact plants of the same species. The evaluations for the first five variables were made using a portable equipment of photosynthesis LCA-4 ADC with infrared system and opened gaseous interchange (Analytical Development Co., Hoddesdon, England). For the

determination of chlorophyll content in the foliage of the species a chlorophyll measurer model SPAD-502 (Minolta Co., LTD. Japan) was used. A randomized complete block design was used, with 11 treatments and 27 replications. Each evaluated variable was analyzed individually by means of a simple analysis of variance. When significant differences ($P \leq 0.05$) between treatments were detected, the Duncan's Multiple Range Test was used for the comparison of means.

All species showed significant differences for all the evaluated variables. In general, the most desirable species of grasses showed greater ($P \leq 0.05$) net assimilation of CO_2 and a greater stomatic conductance and transpiration with ranges of 14-17.3 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 0.15-0.26 ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and 3.98-6.59 ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), respectively. On the contrary, these same species obtained less chlorophyll content and stomatal resistance with ranges of 25.1-31.4 (%) and 5.37-11.2 ($\text{m}^{-2}\text{smol}^{-1}$), respectively.

The results reveal transpiration coefficients (H_2O transpired/ CO_2 assimilated) ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{mol CO}_2$) differences between species. The grasses with the smallest transpiration coefficients were: beardgrass with 239 and green sprangletop with 284; and the greater values were obtained by purple grama with 439 and hairy grama with 636. For the arboreal, species, plants with the smaller transpiration coefficients were: mesquite with 314 and emory oak with 392; and the greater value was obtained by waitaminute bush with 477. This indicates that the species with smallest transpiration coefficient have a greater net assimilation of CO_2 and are more efficient in the use of water, which could contribute to increase its range of adaptation in rangelands.

It is concluded that most of the key species in rangelands have as an advantage a greater net assimilation of CO_2 related to the less desirable ones; but usually they also present a smaller chlorophyll content, stomatal resistance and high transpiration, which sets

them in disadvantage under great grazing pressure in comparison to the less consumed grasses, which can contribute for the most desirable species to be replaced by the less desirable ones.

The previous information forces us to develop utilization systems that allow for adequate periods for resting and reproduction of the desirable species to assure their permanency and reproduction in this system. It is required to continue with this type of studies to find possible photosynthetic variables related to changes in the diversity of species.

INTRODUCCIÓN

A principios del siglo pasado, la industria ganadera mundial sufrió una grave crisis. La productividad de los pastizales, tanto de climas templados como desérticos, se redujo notablemente. Esto incrementó la erosión del suelo y junto a las sequías ocurridas, desestabilizó la industria ganadera mundial. Estos desequilibrios ecológicos que algunas veces han sido provocados por la acción del hombre trajeron como consecuencia que algunos de los agostaderos que una vez fueron fuentes de alimento para el ganado se hayan transformado en terrenos infértiles e improductivos para la explotación ganadera. En tiempos pasados los terrenos roturados con exceso y abandonados después, se cubrían de hierbas, que constituían un pasto muy pobre para la alimentación del ganado. En la actualidad, el uso de muchos pastizales no tienen un control para su pastoreo, trayendo por consecuencia un exceso en su utilización o sobrepastoreo de los potreros, lo que indudablemente se reflejará a la larga en una disminución del número de cabezas de ganado y en muchas ocasiones en la formación de áreas cubiertas por una vegetación menos deseable para el ganado (Figueroa, 2003).

De todas las plantas en la Tierra, los zacates son de mayor uso para los humanos. Dentro de los zacates se encuentran los cereales, caña de azúcar, sorgos, y el bambú; los zacates también son la base para la industria animal como forraje para animales domésticos. Un gran número de zacates conforman la mayor parte del pasto silvestre, conocido también como agostadero (Hitchcock, 1971).

Las arbóreas son una pieza clave dentro de la vegetación en Sonora. Éstas son las especies que afectan e influyen la sobrevivencia de otras especies en el ecosistema, ya sean plantas, animales o personas. Las arbóreas crecen virtualmente en todas partes del

estado, excepto en el desierto extremadamente árido y arenoso. Un estimado de 5,000 especies de plantas vasculares están presentes en Sonora. Dentro de esta flora tan abundante, 285 especies son arbóreas (Felger *et al.*, 2001).

Por muchos años se ha utilizado a la fisiología vegetal como una herramienta en el manejo y mejoramiento de cultivos básicos en la alimentación humana, sin embargo, muy poco se ha incursionado con especies importantes dentro del agostadero para producción ganadera.

El rendimiento de los cultivos vegetales depende del tamaño y eficiencia de su sistema fotosintético. Debido a esto, es importante reconocer el efecto de factores externos e internos y su interacción con los procesos bioquímicos de captura y almacenaje de CO₂ (Gardner *et al.*, 1985). La capacidad fotosintética de las plantas C₄ es mayor que la de las plantas C₃, debido a que éstas últimas tienen una mayor transpiración, por lo tanto las plantas C₄ presentan una mayor eficiencia en el uso del agua (Salisbury y Ross, 1992). La fotosíntesis describe el proceso por el cual, las plantas sintetizan compuestos orgánicos de materia cruda inorgánica a través de la presencia de luz (Hall y Rao, 1994). Dentro de las especies vegetales, existe una diferencia significativa entre las plantas en el rango de luz saturada fotosintética, entre las especies que crecen con el máximo de luz por unidad, y las especies que crecen en el nivel más bajo de luz y a su vez de las que crecen en campo abierto. Existen menos diferencias entre las plantas de campo abierto y las del máximo rango de luz saturada fotosintética (Fetene y Feleke, 2001).

Por muchos años se ha venido utilizando la teoría de las reservas de carbohidratos para indicar cuando pastorear en el agostadero con la finalidad de mantener a las plantas saludables. Esta teoría dice que los carbohidratos solubles almacenados en la raíz y en la corona de la planta indican qué tan saludable se encuentra la planta, así como su habilidad

para volver a crecer después del pastoreo. De acuerdo con la teoría, durante la primera etapa de crecimiento vegetativo de la planta, los carbohidratos están bajos, por lo que la planta no debe pastorearse. Durante la última etapa de crecimiento vegetativo y la primera etapa reproductiva, las reservas de carbohidratos son más altas, y las plantas pueden tolerar el pastoreo. Sin embargo, desafortunadamente las reservas de carbohidratos en los tejidos de las plantas son indicadores muy pobres para la determinación de la habilidad para tolerar el pastoreo por varias razones; los carbohidratos normalmente son medidos en concentraciones que cambian solamente en una pequeña cantidad a través del año, pero varían bastante durante el día; las concentraciones no reflejan la cantidad total de carbohidratos disponibles para volver a crecer después del pastoreo; las reservas de carbohidratos no están correlacionadas con la habilidad de la planta para volver a producir una vez que se haya pastoreado (Briske y Richards, 1995).

Se ha demostrado que la preferencia animal y la fuerte presión del pastoreo han causado cambios drásticos en la cobertura vegetal a favor de las especies menos deseables o indeseables. Actualmente, no existe información que indique si la capacidad fotosintética de las plantas es mayor en las especies menos deseables que en las deseables (las más preferidas por el ganado).

Siguiendo las bases de la teoría de las reservas de carbohidratos, pero trabajando con fotosíntesis en vez de carbohidratos, se cuenta con la hipótesis de que las especies forrajeras deseables, que son las primeras que desaparecen ante una presión de pastoreo, muestran menor capacidad fotosintética en comparación con las especies menos deseables, disminuyendo así su habilidad para volver a producir después del pastoreo en su crecimiento activo. El objetivo del presente trabajo es determinar la capacidad fotosintética

de diferentes especies forrajeras deseables y menos deseables de pastos y arbóreas de los pastizales medianos abiertos de Cananea.

REVISIÓN DE LITERATURA

Situación actual de los agostaderos.

El agostadero es un ecosistema muy diverso, que produce productos tanto tangibles como intangibles. Los productos materiales, como forraje para el ganado, hábitat silvestre, minerales, energía, oportunidades recreativas, algunos productos maderables, y genes tanto animales como vegetales, son mercancías muy importantes económicamente. Los agostaderos a su vez generan productos intangibles como las bellezas naturales y vida silvestre, que satisfacen valores importantes de la sociedad y que pueden ser tan importantes económicamente como los valores tangibles. La degradación de los agostaderos reduce la cantidad y la diversidad de los valores y materias que provee el agostadero, y una degradación severa puede ser irreversible. Grandes inversiones de tiempo, dinero, y energía son requeridas para restaurar un agostadero en mala condición. Aún con la restauración, puede haber pérdida permanente de la capacidad de producir materias y satisfacer los valores, o pérdida de opciones para la utilización de esos agostaderos en un futuro (National Research Council, 1994).

El agostadero es definido como pastizales, matorrales y bosques con herbáceas y arbustos sin cultivar, particularmente esas áreas que producen forraje para el pastoreo de ganado doméstico o animales salvajes. El agostadero incluye tierras con cubierta vegetal nativa, pero también tierras resembradas natural o artificialmente con plantas de especies nativas o hasta con plantas de especies introducidas y adaptadas. Los agostaderos son altamente diversificados e incluyen pastizales, matorrales y hasta desiertos. El manejo del agostadero se define como el arte y ciencia de planear y dirigir el uso del mismo para

obtener ganancias óptimas y sustentables, basadas en los objetivos de los dueños de la tierra y en las necesidades y deseos de la sociedad (Vallentine, 1971).

Todas las áreas del mundo que no sean desiertos estériles, cultivadas, o cubiertas por suelo desnudo, piedra, hielo, o concreto, pueden ser clasificadas como agostaderos. Por lo tanto, dentro de los agostaderos se incluyen desiertos, bosques y todos los pastizales naturales. Aunque pueden existir otras definiciones de agostadero, consistentemente todas consideran agostadero al que no está cultivado y es capaz de proveer hábitat para animales domésticos y salvajes (Holechek *et al.*, 2004).

Los agostaderos son aquellas áreas del mundo, que por razones de limitaciones físicas como precipitación baja y errática, topografía irregular, mal drenaje, o temperaturas frías, que son inadecuadas para cultivarse y que son un recurso de forraje para pastorear animales nativos y domésticos, así como también un recurso de productos maderables, agua y vida salvaje. Estos productos pueden ser encontrados en todas las combinaciones posibles, y en un lugar dado solamente uno puede ser de importancia. A mayor elevación, el agua puede ser el principal contribuyente en los agostaderos. Los productos maderables pueden producirse en tierras que provean forraje a animales nativos y domésticos, aunque comúnmente las áreas de agostadero no ayudan al crecimiento de bosques. Muchas especies silvestres son encontradas en abundancia en los agostaderos mientras que de otras se encuentran muy pocas. Los agostaderos son muy importantes como un lugar para que el hombre entre en una serie de búsquedas recreacionales al aire libre (Stoddart *et al.*, 1975).

Condición y tendencia del agostadero.

Históricamente, los cambios en la composición relativa de las plantas que usualmente se medían por cobertura o peso eran considerados las bases principales para la

tendencia (Dyksterhuis, 1949). Si las especies forrajeras principales se incrementan en relación a las no forrajeras, la tendencia es positiva, mientras que si es de manera inversa la tendencia es negativa. Bajo el sistema de Dyksterhuis, los puntos dados en condición representan la cantidad de clímax o vegetación original que permanece en el sitio. Así, la condición de los agostaderos se clasifica de acuerdo a las categorías de estado temprano, estado medio, estado tardío y clímax, correspondiendo a 0-25 %, 26-50%, 51-75%, y 76-100% de la vegetación original restante. Recientemente se han utilizado los términos cualitativos de pobre, regular, bueno y excelente para la descripción de estas categorías (Figura 1) (Holechek *et al.*, 2001).

La condición del agostadero describe una evaluación de cómo se encuentra la vegetación en el agostadero en la actualidad y se determina comparando la composición de la vegetación presente con la potencial del sitio. Con dicha evaluación se puede determinar con qué tipo de vegetación se cuenta y así prever algún cambio necesario monitoreando la tendencia del agostadero, la cual es determinada al comparar la condición del mismo en dos puntos en el tiempo. Se requiere de por lo menos de tres a cinco años entre dichos puntos para determinar cambios en tendencia y condición. A su vez, la condición del agostadero se utiliza como una guía para asegurar el uso sustentable de la tierra, para determinar la capacidad de carga, para identificar las respuestas potenciales a los programas de mejoramiento tales como el control de arbustos y siembra de especies, y para evaluar las mejores localizaciones para los cercos y agua para mejorar la utilización de los pastos (McGinty y White, 1994).

Producción de zacates.

Histórica y recurrentemente, el sobrepastoreo, sequías prolongadas y la ausencia de fuegos y otros disturbios en los agostaderos han dado lugar a una extensa pérdida de

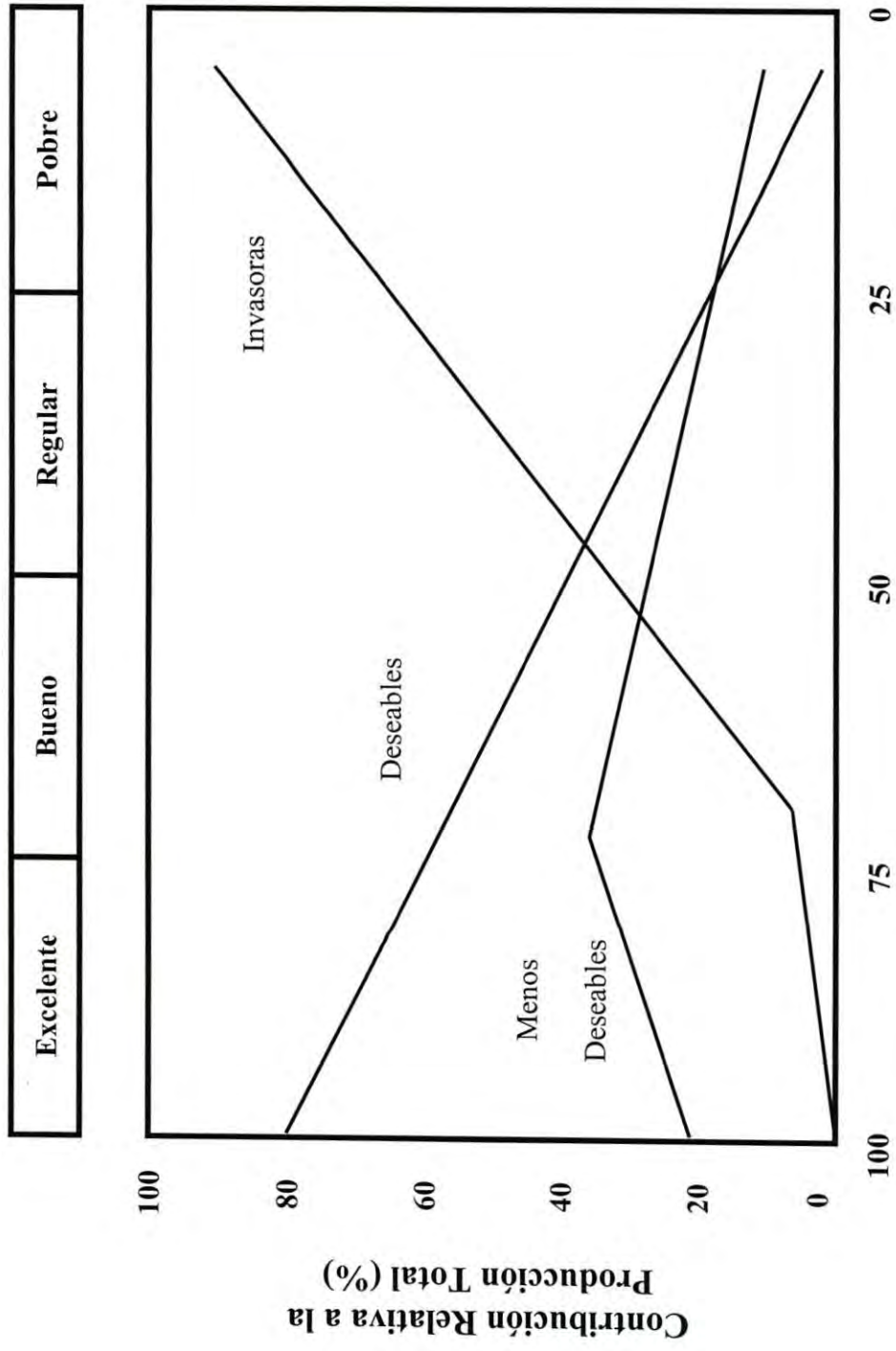


Figura 1. Clasificación de los agostaderos de acuerdo a su condición. Adaptado de Holechek *et al.* (2001).

zacates y arbustos perennes nativos que han sido reemplazados por zacates anuales invasores y/o arbustos de bajo valor forrajero (Heady y Child, 1994; Archer, 1999; Young, 1999). Estos disturbios complican los esfuerzos de la reforestación porque la estructura y la función de estos ecosistemas dañados no se asemejan al ecosistema bajo el cual las especies nativas se desenvuelven. En contraste con las especies nativas, los zacates perennes introducidos generalmente han tenido mayor éxito cuando éstos son utilizados para reforestar a los ecosistemas dañados, estabilizan la hidrología, y preservan recursos del suelo en los agostaderos (Cox *et al.*, 1982; Cox *et al.*, 1986; Monsen *et al.*, 2004; Waldron *et al.*, 2005).

El follaje de los zacates contiene poblaciones dinámicas de hojas en crecimiento y de senectud que ocurren simultáneamente. Las hojas más jóvenes están a menudo cerca de la parte alta del follaje y alcanzan su capacidad fotosintética máxima por la extensión completa. El pastoreo da lugar a menudo al retiro selectivo de las hojas de tejido joven y los sistemas de pastoreo pueden manejarse para variar el área residual de la hoja. Nuevos tejidos de hojas se forman en respuesta al pastoreo y algunos estudios han divulgado rangos fotosintéticos crecientes en las hojas más viejas restantes, pero otros estudios no han reportado ningún aumento en la fotosíntesis neta después del pastoreo. Murchie *et al.* (2002), en un estudio con *Oryza sativa*, un zacate C₃, sugirió que la edad de la hoja es dominante en la limitación de fotosíntesis en las partes superiores del follaje, mientras que la aclimatación a la luz era dominante en las partes más bajas del follaje (Mehaffey *et al.*, 2005).

La producción de biomasa en praderas semiáridas es limitada principalmente por la falta de agua en el suelo. Las especies nativas de zacates que crecen en la pradera de las Grandes Planicies del Norte se desarrollan bajo condiciones limitadas de agua. Estos

zacates a menudo tienen características en las hojas que favorecen la conservación del agua, tal como el tamaño y la distribución estomatal reducida, enrollamiento de la hoja, pubescencia, cera epicuticular y senectud temprana (Frank *et al.*, 1996). Los acontecimientos de precipitación también afectan el índice de pérdida de agua en praderas. Se demostró que la mayor cantidad de pérdida de agua, especialmente de los zacates, ocurre dentro de un periodo de 2 a 14 días después de un gran acontecimiento de precipitación (Frank, 2003).

Descripción de especies de zacates y arbóreas.

Navajita azul [*Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud.]. Inflorescencia panícula de 1-3; 1 floreta perfecta por espiguilla con 1 o más floretas estériles arriba; lema fértil con 3 aristas; glumas desiguales. Tipo de crecimiento cespitoso, formando cepas, hojas en su mayoría basales; tallos erectos (20-60 cm); brácteas redondas; hojas planas o ligeramente en espiral; lígula de membrana pubescente, truncada. Inicia crecimiento en mayo o junio, florece de julio a agosto, se reproduce principalmente de rebrotes; no tolera el sombreado de otras plantas más grandes, resiste pastoreo severo. Valor forrajero bueno para todo tipo de ganado y animales silvestres, la calidad es más alta cuando esta verde, pero retiene mucho de su valor cuando está seca y se prepara para el pastoreo de otoño e invierno. Nativa; se le encuentra en planicies abiertas, mesas, colinas, y arbolados; en todas las texturas de suelo, pero abunda más en suelos arenosos y con grava; no se encuentra en suelos húmedos o con mal drenado (Hitchcock, 1971; Stubbendieck *et al.*, 1997).

Navajita velluda (*Bouteloua hirsuta* Lag.). Inflorescencia panícula de 1-4; 1 floreta perfecta por espiguilla con 2 o más floretas estériles arriba; lema fértil con 3 aristas; glumas

desiguales. Tipo de crecimiento cespitoso, hojas en su mayoría basales; tallos erectos (15-70 cm); brácteas redondas; hojas planas o en espiral; lígula de membrana pubescente, truncada. Inicia crecimiento en Junio o tan pronto este disponible la humedad, florece de julio a agosto, se reproduce principalmente de rebrotes y semillas. Valor forrajero regular para ganado y animales silvestres, la palatabilidad es más alta al final de su época de crecimiento, permanece bien y se prepara para el pastoreo de invierno cuando no está cubierta por nieve. Nativa; se encuentra en agostaderos, praderas, altiplanicies bajas, y cantos rocosos; abunda más en suelos secos, arenosos, y neutral o ligeramente calcáreo (Hitchcock, 1971; Stubbendieck *et al.*, 1997).

Navajita morada [*Bouteloua chondriosoides* (H.B.K.) Benth.]. Perenne; amacollada; culmos firmes no rizomatosos y duros en la base, alrededor de 30-60 cm de alto; vainas redondeadas, no presentándose conspicuamente aplanadas; láminas glaucas, cortas, planas, de 1-2.5 mm de ancho, a menudo en un macollo basal. Inflorescencia de usualmente 3-7 ramas espigadas, anchas, densas, erectas o levemente abiertas, ramificaciones espigadas de alrededor de 1-1.5 cm de largo, naciendo en los 2-6 cm superiores del eje del culmo; ramificaciones espigadas con raquis aplanado, densamente veloso y con numerosas espiguillas agrupadas cerradamente, deciduas, todas las estructuras expuestas de las espiguillas más o menos vellosas; lema fértil tripartida, las divisiones con aristas cortas; rudimento grande, largo-aristado, partiendo hasta cerca de la base, la arista central ampliamente alada hacia abajo. Nativa; se le encuentra en los Pastizales mediano arbofrutescente y amacollado arbofrutescente, en altitudes de alrededor de los 750-1,800 m. Valor forrajero bueno (Beetle *et al.*, 1991).

Banderilla [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.]. Inflorescencia panícula (10-30 cm de larga) de 35-80; 1 floreta perfecta con floreta imperfecta arriba; lema fértil dentado, con 3 aristas punteadas; glumas desiguales. Tipo de crecimiento cespitoso, rizomas escamosos, hojas en su mayoría basales; tallos erectos (0.2-1.0 m); brácteas redondas; hojas de planas a sub-espinales; lígula de membrana pubescente, truncada. Inicia crecimiento al inicio de la primavera, y florece de julio a septiembre, se reproduce principalmente de rebrotes, semillas y rizomas, comúnmente incluido en mezclas de semillas. Valor forrajero bueno para todo tipo de ganado y animales silvestres a través del verano y otoño, permanece moderadamente palatable hasta el invierno, produce buen heno. Nativa; se encuentra en planicies secas, praderas, y colinas rocosas; abunda más en suelos de textura fina, crece raramente en suelos de textura gruesa, esta más adaptada a suelos calcáreos y moderadamente alcalinos que a suelos neutrales o ácidos (Hitchcock, 1971; Stubbendieck *et al.*, 1997).

Zacate gigante [*Leptochloa dubia* (H.B.K.) Nees]. Inflorescencia panículas alternas; 2 a 8 espiguillas floreadas (5-10 mm de largo); no tiene aristas; glumas desiguales. Tipo de crecimiento cespitoso; tallos erectos (0.3-1.1 m); brácteas aplanadas lateralmente; hojas planas o en espirales al secado; lígula de membrana pubescente. Inicia crecimiento en abril, el crecimiento continuo depende de la disponibilidad de humedad, florece en la mayor parte del crecimiento activo de la planta, se reproduce principalmente de rebrotes, semillas, está presente en mezclas de semillas y raramente es dominante. Valor forrajero bueno para el ganado y regular para animales silvestres cuando está verde, se mantiene relativamente bien y provee de forraje de calidad regular durante la época de inactividad. Nativa; se encuentra en colinas rocosas, cañones y praderas; abunda más en suelos rocosos bien drenados o en

suelos arenosos, raramente encontrado en suelos arcillosos (Hitchcock, 1971; Stubbendieck *et al.*, 1997).

Popotillo plateado [*Andropogon hirtiflorus* (Ness) Kunth]. Inflorescencia panícula de 6 (7-15 cm de larga); espiguillas en pares y perfectas; aristas delicadas con lema superior, articuladas; glumas desiguales. Tipo de crecimiento cespitoso; tallos desde erectos a recostados (0.6-1.3 m); brácteas glabras; hojas planas (2-25 cm de largas, 3-9 mm de anchas); lígula membranosa. Inicia crecimiento en la primavera cuando la temperatura en el día alcanza los 21-24 °C, la inflorescencia emerge 3-4 semanas después; produce abundante semilla, se reproduce principalmente de rebrotes y semillas, las semillas deben estar protegidas del pastoreo para que pueda establecerse. Valor forrajero regular para todo tipo de ganado y animales silvestres, solamente es ligeramente pastoreada posterior a la madurez. Nativa; se encuentra en praderas y cuevas rocosas, adaptada a una amplia gama de texturas de suelos, no crece bien en sitios húmedos (Hitchcock, 1971).

Zacate llorón o volador (*Eragrostis lugens* Ness). Perenne; culmos en pequeños macollos, erectos o ascendentes, de 20-60 cm de alto; hojas en su mayor parte apiñadas alrededor de la base; vainas glabras o algo pilosas, vellosas en el cuello; láminas en su mayor parte de 5-15 cm de largo, algunas veces más largas, 1-3 mm de ancho, terminando en un ápice fino, algo flexuoso. Panícula largo-exertada, de 8-30 cm de largo, comúnmente de 15-20 cm de ancho; difusa, las ramificaciones delgadas, ascendentes o extendidas; espiguillas 2-4 mm de largo por aproximadamente 1 mm de ancho, 3-8 flósculos; los pedicelos largos y capilares, los flósculos fuertemente imbricados; glumas delgadas, de 0.7-1.2 mm de largo; lemas 1.3-1.5 mm de largo, ovadas abruptamente. Nativo; ocurre en praderas y llanuras de 1,400-

1,800 m de altitud al norte de la entidad en suelos arenosos o pedregosos; apetecible por el ganado cuando verde. Valor forrajero bueno (Beetle *et al.*, 1991).

Tres barbas vagabundo (*Aristida schiediana* Trin. & Rupr.). Perenne; densamente cespitoso, de 40-90 cm ó hasta 1 m de alto; culmos tereteados, levemente pubescente o escaberuloso, con 3-5 nudos, erectos; láminas hasta 20 cm de largo, casi 1 mm de ancho; vainas glabras abajo, escaberulosas en la superficie superior, cuando mucho de 3 mm de ancho, adelgazándose en un punto fino; lígula con los márgenes pequeñamente ciliados; aurículas pubescentes, las de las innovaciones barbadas; cuello liso. Panícula exentada con eje erecto, glabro o escaberuloso, larga, abierta o algo contraída con pocas ramificaciones largas, binadas, escabrosas, desnudas hacia la base, ascendentes o abiertas y caedizas; espiguillas más o menos apiñadas al final de las ramificaciones con pedicelos angulosos y escabrosos, los laterales más cortos que las glumas y hasta 3 mm de largo; las glumas generalmente iguales de 9-10 mm de largo, ambas o la inferior claramente pubescentes y uninervada o con par de nervaduras laterales, escabrosas en la quilla, ambas aristadas desde un ápice más o menos bifido; las aristas a menudo más de 1 mm de largo; lema casi 8 mm de largo incluyendo la columna escabrosa y fuertemente retorcida, arista central hasta 12 mm de largo, las laterales casi 1 mm de largo o más pequeñas. Nativa; se localiza en bosques esclerófilos. Valor forrajero regular (Beetle *et al.*, 1991).

Bellota (*Quercus emoryi* Torr.). Árbol pequeño de 5 m de alto, a veces hasta de 15 m, en terrenos bajos y fértiles; ramillas rojizas con un leve tinte violáceo; yemas ovoides de color castaño, lisas y brillantes de 3 mm o más de largo; hojas gruesas y duras, ovado-oblongas de 3-7 cm de largo, 1.5-2.5 cm de ancho; ápice acuminado y mucronado, base cordada, algo redondeada o truncada; borde entero o desigualmente dentado, con los dientecillos más o

menos salientes y agudos; haz liso y brillante, envés opaco y tomentoso; nervaduras primarias 8 en cada lado, anastomosándose cerca del borde, prolongándose algunas hasta los dientes; pecíolos tomentosos de unos 4 mm de largo; fruto anual, solitario o en pares de 15-20 mm de largo; cúpula hemisférica de 9 mm de diámetro, con las escamas adpresas, romas y canescentes; bellota angostamente elipsoidal de 15-20 mm de largo, cerca de una tercera parte de su largo incluida en la cúpula (Felger *et al.*, 2001).

Mezquite [*Prosopis juliflora* var. *Glandulosa* (Sw.) DC.]. Árbol o arbusto espinoso, caducifolio, de 2 a 12 m (hasta 15 m) de altura con un diámetro a la altura del pecho hasta de 40 cm. Bajo condiciones favorables de suelo y humedad, tienen hábito arbóreo y en condiciones de aridez extrema arbustivo. Copa amplia y plana, follaje muy ralo y extendido. Hojas alternas y compuestas de 11 a 19 cm de largo, pecíolo ensanchado en la base de 3 a 9 cm de largo; folíolos 13 a 16 pares por hoja, 19 a 22 mm de largo. Inflorescencias dispuestas en racimos espigados, cilíndricos, 6 a 8 cm de largo, en las axilas de las hojas; cáliz pequeño, ancho campanulado, de 1.3 a 1.5 mm de largo; corola amarillenta, de 3 a 4 mm de largo, pétalos 5, libres, linear-elípticos. Vaina fibrosa e indehiscente, recta, linear, subcilíndrica, de 11 a 21 cm de largo por 0.8 a 12 mm de ancho, amarilla-violácea, con estrías rojas longitudinales, articulaciones subcuadradas (Felger *et al.*, 2001).

Gatuño (*Mimosa biuncifera* Benth.). Arbusto o matorral de hojas caducas relativamente corto. Generalmente miden 3 pies (0.9 m) de alto pero crece de vez en cuando hasta cerca de 8 pies (2.4 m) (Kearney *et al.*, 1960; Cable, 1975). Pubescente, delgado, recto a los vástagos se arman solitarios o apareados, espinas curvadas. Las hojas bifoliadas compuestas que contienen 3 a 9 pares por foliolo con 8 a 14 pares de obtuso, lineares a

oblongo, prospectos de 0.04 a 0.17 pulgadas (1.0-4.2 milímetros) de largo. Numerosas flores de blanquecinas a pálidas, que ocurren en las cabezas globosas. La fruta es una leguminosa de par en par curvada o recta, de 0.75 a 1.5 pulgadas (1.9-3.8 centímetros) de largo, de 0.13 a 0.17 pulgadas (3.2-4.2 milímetros) de ancho, y es estrecha entre las semillas (Vines, 1960; Shreve y Wiggins, 1964; Epple y Orth, 1995).

Suelos de los agostaderos.

De acuerdo con Millar y Donahue (1990) los suelos son la porción de la capa del planeta en la cual las plantas terrestres pueden crecer, si el agua y las temperaturas son adecuadas, al menos los nutrientes mínimos están disponibles, y las sustancias tóxicas se encuentran en concentraciones bajas. Algunos suelos son poco profundos (unos cuantos centímetros de profundidad) y otros tienen profundidad de varios metros. Todos los suelos se desarrollan a partir de rocas, depósitos de cenizas volcánicas, o acumulados de residuos de plantas. La mayoría de los suelos son formados de rocas y minerales. La erosión del suelo es la remoción de suelo por medio del agua y/o viento. La erosión es leve cuando el suelo está bien cubierto por pastos densos o por bosques, pero es enorme cuando los suelos están muy descubiertos y son expuestos a precipitación pesada o a vientos fuertes. Los suelos bien agregados resisten la erosión; los lúgamos pulverizados y las arenas muy finas son erosionados fácilmente. Los suelos áridos y semi-áridos, que carecen de cubierta vegetal protectora, pueden erosionarse de manera natural en un índice promedio de 10-50 veces más rápido que los suelos en climas húmedos. Es imposible detener toda la erosión o la sedimentación, pero estos problemas pueden ser reducidos de manera considerable (Lal *et al.*, 1998).

El suelo se define de manera dinámica, como el cuerpo natural de la superficie del planeta en la cual crecen las plantas. La consecuencia más severa del mal manejo del agostadero o del sobrepastoreo es la pérdida de suelo. Esto es porque el suelo es el factor primario para la determinación del potencial de producción de forraje en un área dentro de un clima particular. El proceso para la formación del suelo es muy lento, se requieren de mil años o más para formar una pulgada de suelo (Blackburn *et al.*, 1986; Dodd y Skinner, 1990). Sin embargo, bajo condiciones pobres de pastoreo, esta misma pulgada puede perderse por medio de erosión en unos cuantos años. Una parte crítica en el manejo del agostadero es mantener suficiente cubierta vegetal para proteger el perfil del suelo de la erosión. El conocer las características del suelo y su clasificación, es esencial para su manejo. El suelo es un conjunto de minerales, materia orgánica, y formas de vida (Holechek *et al.*, 2004).

El pastorear animales afecta a las comunidades de plantas de diversas maneras, incluye la defoliación de las plantas, remoción y redistribución de nutrientes a través de excreta, además del impacto mecánico en las plantas y el suelo a través del pisoteo. El pisoteo del suelo por animales pastoreando tiene el potencial de afectar al suelo de la siguiente manera: compactando el suelo, interrumpir y penetrar en la superficie del suelo, reducir la infiltración, formando veredas de animales, e incrementando la erosión. La interacción del sitio, suelo, clima, y factores vegetativos determinarán la severidad del daño en el suelo; los efectos fluctuarán desde inconsecuente, o comúnmente menos benéfico, hasta muy destructivo. Todas las tierras de agostadero reciben pisoteo como forma natural a consecuencia del pastoreo (Vallentine, 1990).

El agua proveniente de la precipitación o de escurrimiento penetra en el suelo a una profundidad en la cual la tensión capilar del agua iguala la gravitación hacia abajo. Cuando

se alcanza este equilibrio, el movimiento hacia abajo del agua cesa y el suelo mojado llega a su capacidad del campo con respecto a la humedad del suelo (McAuliffe, 1995).

Fotosíntesis.

Casi todos los seres vivos dependen del proceso de fotosíntesis, por el cual las plantas verdes capturan energía y la convierten en energía química, que posteriormente es almacenada en las plantas. La cantidad y el tiempo de luz solar que llega a cualquier punto en el suelo es influenciada por varios factores, incluyendo latitud, elevación, y clima. Las plantas verdes atrapan y procesan la energía solar. Sin embargo, la captura de energía requiere de la expedición de la misma, que a su vez es perdida hacia el ecosistema en forma de calor. En los agostaderos, los zacates, arbustos y arbóreas son los convertidores primarios de la energía de la luz solar. La energía es convertida por estas plantas y después almacenada primordialmente como carbohidratos. El total del volumen de energía de la luz solar que es capturada, es una determinante muy importante de los recursos y valores producidos por el agostadero. Los rangos en el flujo de energía pueden variar en un agostadero, tanto en espacio como en tiempo. Los indicadores de cambios en la distribución de espacio y tiempo en los flujos de energía deben ser un componente importante de un sistema de comprensión para evaluar la condición del agostadero (National Research Council, 1994).

Todo el alimento y los combustibles fósiles y biológicos (biomasa) son derivados de la fotosíntesis. Este término literalmente significa construir o ensamblar por medio de luz. Toda forma de vida en el universo requiere energía para su crecimiento y mantenimiento. Las algas, plantas de mayor tamaño y ciertos tipos de bacterias capturan la energía directamente de la radiación solar y la utilizan para la síntesis de materiales alimenticios

esenciales. Los animales no pueden utilizar directamente la luz solar como fuente de energía; ellos la obtienen indirectamente ya sea alimentándose de las mismas plantas o bien alimentándose de otros animales que a la vez se nutren de éstas (Hall y Rao, 1994).

La agricultura es básicamente un sistema para explotar la energía solar a través de la fotosíntesis. La fuente principal de energía para los humanos es la fotosíntesis. La producción de los cultivos depende altamente del tamaño y de la eficiencia de su sistema fotosintético. La energía radiante disponible en la tierra para la fotosíntesis proviene del sol. Toda fuente de energía utilizada por los humanos, directa o indirectamente, resulta de la radiación solar, con la excepción de la energía atómica y posiblemente la energía geotérmica. El sol es la única fuente de energía para el crecimiento y desarrollo de los cultivos (Gardner *et al.*, 1985).

El dióxido de carbono (CO₂) del aire constituye la porción más grande de materia cruda del cual las plantas se conforman. A través de la reducción de CO₂ y de la formación de “componentes de energía” el proceso de fotosíntesis provee la materia orgánica cruda y la energía para cualquier reacción sintética en plantas, las cuales forman productos alimenticios muy usuales tales como carbohidratos, proteínas y grasas. Algunos factores que limitan la producción de las plantas, tales como la deficiencia de minerales o de agua lo hacen en parte porque suprimen la fotosíntesis de la planta (Moss, 1988).

La luz se considera como la variable controladora por dos razones: primera, la adaptación a diferentes ambientes de luz es un factor importante para la diferenciación de nichos en los bosques tropicales, desde las especies pioneras con demanda de luz temprana hasta las especies más tolerantes a la sombra; segunda, la luz es el recurso principal que puede ser manipulado por los agricultores de diversas formas, como plantar y transplantar especies hacia localidades específicas, además de otras prácticas (Vincent, 2001).

Asimilación neta de dióxido de Carbono (CO₂) (Fotosíntesis).

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas o los organismos fotoautótrofos convierten la energía lumínica en energía química estable. Los productos finales de la fotosíntesis se forman mediante la fijación del CO₂ atmosférico y su posterior reducción a carbohidratos, los cuales almacenan la energía química estable (Luttge *et al.*, 1988). La fotosíntesis es la conversión de CO₂ y agua en glucosa, usando la energía de la luz del sol, y se libera oxígeno.

El crecimiento de las plantas, en términos de peso seco y ganancias de carbono, tradicionalmente se han medido muestreando, secando, pesando y realizando análisis químicos de materia seca. Sin embargo, las mediciones directas de CO₂ proveen un acercamiento complementario, además, proveen una alternativa y un método directo para medir el intercambio de carbono, con ventajas importantes, ya que este método es instantáneo y no destructivo. Además permite realizar mediciones del total de las ganancias de carbono en una planta, separa lo que toman los diferentes órganos fotosintéticos de una misma planta, y las ganancias fotosintéticas de las pérdidas por respiración. Se ha encontrado que solamente las mediciones de CO₂ pueden proveer una medida directa e inequívoca del rango neto de la asimilación de carbono fotosintético en las plantas (Bidwell, 1979).

En la fotosíntesis, la energía de la luz es convertida a energía eléctrica por medio de una corriente de electrones la cual causa una separación de moléculas cargadas positiva y negativamente. Los arreglos entre los centros de fotorreacción de bacterias y de plantas verdes, resultan en una reacción muy rápida hacia delante y una reacción muy lenta hacia atrás; por lo tanto, las cargas eléctricas inducidas por la energía de la luz absorbida permanecen separadas. Esta separación de cargas representa un almacenamiento de energía,

ya que la energía se desprendería en caso de que las cargas se unieran. Este es el proceso básico primario de la fotosíntesis (Branden y Tooze, 1991).

Clorofila.

La presencia de la clorofila es indispensable para que se efectúe la fotosíntesis. La clorofila se encuentra en los cloroplastos y solamente en las *Esquizoficeas* o algas azules, está en forma difusa en el citoplasma. Nunca se encuentra sola, sino mezclada con otros pigmentos. La formación de la clorofila en las plantas depende de varias condiciones, siendo las principales: presencia de luz, temperatura, sales de fierro y oxígeno. Otras sustancias como los nitratos, sales de magnesio y especialmente los glúcidos, contribuyen asimismo a la formación de la clorofila (Ruiz *et al.*, 1977).

La clorofila representa la clase principal de pigmentación, es responsable de la absorción de luz en la fotosíntesis y se encuentra dentro de todos los organismos fotosintéticos. Existen diferentes tipos de clorofila, los cuales, están identificados por letras o por el grupo taxonómico de la planta en que aparecen (Nobel, 1991).

La formación de clorofila en angiospermas depende absolutamente de la luz, por otra parte, en gimnospermas, las pequeñas porciones de clorofila son sintetizadas en la oscuridad, pero solamente en el eje de la semilla y en cotiledones. La luz es obligatoria para la formación de clorofila en las agujas primarias y en las subsecuentes (Mohr y Schopfer, 1995).

Transpiración.

La mayor parte del agua que pierde la planta se evapora de las superficies foliares por el proceso de la transpiración, la cual consiste esencialmente en la evaporación de la misma de las superficies celulares y su pérdida a través de las estructuras anatómicas de la

planta. La mayor parte de la pérdida de agua que ocurre en las plantas tiene lugar a través de los estomas de las hojas. Este proceso está bajo el control de la planta, aunque influenciado por las condiciones del medio, y representa uno de los puntos principales de interacción entre la planta y su ambiente. Puesto que la mayor parte de la transpiración se produce vía estomas, el grado de apertura estomática es un factor de importancia primordial. Así que las condiciones ambientales que influyen sobre la apertura estomática también afectan la transpiración, particularmente cuando los estomas están casi cerrados (Bidwell, 1979).

La transpiración puede ser considerada como un proceso que se desarrolla en dos etapas: primera, la evaporación de agua de las paredes celulares húmedas hacia el espacio aéreo subestomático y segunda, la difusión del vapor de agua del espacio subestomático hacia la atmósfera. Es comúnmente asumido que la evaporación ocurre primeramente en la superficie de las células mesófilas, las cuales, separan el espacio aéreo subestomático (Hopkins, 1995).

El flujo de agua a través de la planta, causado por la transpiración, suministra un sistema transportador de minerales desde el suelo. Además, la constante remoción de agua del suelo moviliza nutrientes y los transporta hacia las raíces, lo cual, capacita a la planta para aprovechar un gran volumen de suelo sin necesidad de un crecimiento radical completo. Otro efecto benéfico posible de la transpiración es el eficaz enfriamiento de la hoja (Lira, 1994).

Concentración subestomatal.

El entender los factores ambientales y como influyen en la transpiración de la hoja y en la absorción de CO₂ por la hoja en el campo y en diferentes tiempos es una tarea difícil,

ya que los factores interactúan en muchas formas. Los factores ambientales no solamente influyen en el proceso físico de evaporación y difusión, sino que también influyen en el abrir y cerrar estomas en la superficie de la hoja; por los que pasan más del 90% del agua transpirada y del CO₂. Las temperaturas altas del aire permiten que éste sostenga mayor cantidad de humedad, por lo que se promueve la transpiración, y quizás la apertura estomática es afectada (Salisbury y Ross, 1992).

La capacidad de los estomas de abrirse y cerrarse, es decir, de aumentar o disminuir el diámetro del ostiolo, se basa en las deformaciones que son capaces de experimentar las células oclusivas de acuerdo con su contenido hídrico. Mientras los estomas están abiertos la planta pierde agua por transpiración, pero también capta CO₂ atmosférico, con lo que la fotosíntesis puede tener lugar. Los estomas actúan como estructuras reguladoras del equilibrio entre las necesidades de intercambiar gases con el exterior y las de minimizar las pérdidas de agua (Pérez y Martínez, 1994).

No siempre hay estomas en la epidermis superior de la hoja, y cuando existen, generalmente, no son tan numerosos como en la cara inferior. El estoma está bordeado por dos células elípticas llamadas células de guardia, células de cierre u oclusivas, que difieren en forma de las otras células de la epidermis. Durante las horas de luz, si la planta tiene suficiente provisión de agua, los estomas permanecen abiertos. Si hay escasez de agua, los estomas se cierran y dejan una simple hendidura; normalmente los estomas también se cierran durante la noche (Miller, 1981).

Resultados de variables fotosintéticas evaluadas en otras especies.

Estudios realizados en Texas en plantas de pino salado (*Tamarix gallica*), reportan rangos variables de fotosíntesis dependiendo de la hora del día, mes y año de evaluación,

con rangos de fotosíntesis de 3 a 18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; rangos de conductancia estomatal de 150 a 600 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; y rangos de concentración intercelular de CO_2 de 200 a 340 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Mounsif *et al.*, 2002). Los mismos autores reportan que la respuesta del intercambio gaseoso y conductancia estomatal al secado de la superficie del suelo fueron similares a las de varias especies cultivadas como trigo (*Triticum aestivum L.*) y girasol (*Helianthus annuus L.*).

Estudios realizados por Ribaski y Menezes (2002), en la región semiárida de Brasil para evaluar los niveles de fotosíntesis y clorofila en plantas de zacate buffel creciendo debajo del dosel del mezquite [*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.] y en áreas abiertas sin vegetación, indican que la fotosíntesis fue de 4.75 y 19.25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las plantas de buffel creciendo bajo la copa del mezquite y en áreas abiertas, respectivamente; la eficiencia fotosintética (foto/intens) fue de 2.2 y 1.1 en plantas de buffel creciendo bajo la copa del mezquite y en áreas abiertas, respectivamente; y la clorofila total fue 1.13 y 0.95 $\mu\text{mol s}^{-1}$ en plantas de buffel creciendo bajo la copa del mezquite y en áreas abiertas, respectivamente. Los autores mencionan que los mayores niveles de clorofila se logran en plantas bajo la copa de los árboles y que el buffel creciendo bajo la sombra compensó los bajos niveles de radiación fotosintéticamente activos con una mayor eficiencia fotosintética.

Rasmuson y Anderson (2002) evaluaron diversas variables fotosintéticas en el zacate bromo anual (*Bromus tectorum L.*) bajo condiciones de campo y reportan medias de asimilación neta de CO_2 (fotosíntesis) de $14.8 \pm 0.81 \mu\text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$ en plantas crecidas en medios no salinos (testigo) y de $8.8 \pm 0.79 \mu\text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$ en plantas crecidas en medios altamente salinos; medias de conductancia estomatal de $0.208 \pm 0.014 \text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$ en plantas testigo y de $0.069 \pm 0.007 \text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$ en plantas crecidas en medios altamente

salinos; y medias de concentración intracelular de CO₂ de 228±5.5 μL litro⁻¹ en plantas testigo y de 140±7.4 μL litro⁻¹ en plantas crecidas en medios altamente salinos. Los autores encontraron que la salinidad suprimió significativamente el crecimiento de las plantas mediante la reducción de la iniciación y expansión de las hojas y de la tasa fotosintética. Los niveles de fotosíntesis, conductancia estomática y concentración intracelular de CO₂ fueron significativamente diferentes entre los niveles de salinidad empleados. Los autores concluyen que la reducción de los niveles fotosintéticos parecen ser primeramente ocasionados por una limitación estomática.

Trabajos realizados en frijol [*Glycine max* (L.)] bajo condiciones de invernadero para evaluar los efectos de concentraciones elevadas de CO₂ en la cubierta del frijol sobre los patrones diarios del grado de intercambio de CO₂ y los niveles de transpiración en el crecimiento y rendimiento del frijol, indican que, las plantas de frijol crecido en ambientes enriquecidos con CO₂ presentan proporcionalmente mayores niveles de fotosíntesis, área de hoja, biomasa y producción, mientras que el número de hojas y las características de desarrollo de las plantas permanecen esencialmente constantes (Jones *et al.*, 1984). Los autores concluyen que el incremento continuo esperado en el CO₂ atmosférico global incrementará tanto la productividad agrícola, como el uso eficiente del agua. Estos resultados coinciden con los reportados por Zelitch (1982) y Kimball (1983) en trabajos realizados con otras especies. La concentración de CO₂ fue inferior a 500 μmol mol⁻¹ en un ambiente bajo (330 μmol mol⁻¹) y cercano a los 1,000 μmol mol⁻¹ en un ambiente alto (800 μmol mol⁻¹) en CO₂, respectivamente (Jones *et al.*, 1984). Por otro lado, el grado de intercambio de CO₂ varió de 0 a 60 μmol m⁻²s⁻¹ en un ambiente bajo (330 μmol mol⁻¹) y de 0 a 90 μmol m⁻²s⁻¹ en un ambiente alto (800 μmol mol⁻¹) en CO₂, respectivamente.

Estudios realizados por Wagner y Reicosky (1992) para evaluar el efecto del incremento de la temperatura en el CO₂ intercambiable y en la evapotranspiración en plantas de maíz (*Zea mays* L.) bajo condiciones de campo, revelan valores de CO₂ intercambiable que variaron de 5.0 a 5.5 g/m²/hr en lecturas realizadas en lapsos variables de tiempo entre 14 y 34 segundos y en hojas cuya temperatura osciló entre 33.0 y 33.6 °C. La temperatura de las hojas de las plantas respondió instantáneamente al ambiente alterado de la cámara cerrada. El análisis indica una reducción substancial en el CO₂ intercambiable y los niveles de evapotranspiración (11% para el CO₂ intercambiable y 12% para la evapotranspiración). Los resultados logrados confirman la necesidad de hacer mediciones tan rápidas como sea posible para minimizar la respuesta de las plantas al medio ambiente cambiante, por lo que la cámara debería permanecer sobre las plantas el mínimo tiempo requerido para medir con certeza el CO₂ y el vapor de agua intercambiable. Sin embargo, otros estudios realizados en maíz indican que después de cerrar la cámara de la hoja, la temperatura se incrementó un promedio de 1.3 °C en 8 segundos. La reducción en la concentración de CO₂ durante el periodo normal de evaluación fue lineal (basado en altos niveles de correlación), indicando que los cambios en la concentración de CO₂ fueron estables. Los autores sugieren que los niveles fotosintéticos no fueron afectados por la presencia de la cámara de la hoja ni por el incremento en la temperatura de la misma durante el periodo de evaluación (McPherson *et al.*, 1983).

Ayala (2003), en estudios realizados en Sonora, evaluó diversas variables fotosintéticas en plantas intactas de tres variedades de zacate buffel [*Cenchrus ciliaris* (L.) Link]. Los resultados muestran que las variedades Frío (28.6±7.8 μmolCO₂ m⁻²s⁻¹) y Común Americano (25.9±4.3 μmolCO₂ m⁻²s⁻¹) superan en forma considerable (P<0.05) al Zaragoza-115 (14.8±8.8 μmolCO₂ m⁻²s⁻¹) en cuanto a la asimilación neta de CO₂. Estas

diferencias pueden ser explicadas en parte por la mayor apertura de estomas en Frío y Común Americano, ya que mostraron 0.27 ± 0.07 y 0.23 ± 0.03 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, en su conductancia estomática en comparación con 0.13 ± 0.09 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ del Zaragoza-115. De manera similar, la transpiración en las variedades Frío y Común Americano fue mayor ($P < 0.05$) (7.4 ± 1.4 y 7.3 ± 0.87 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respectivamente, que en el Zaragoza-115 (4.8 ± 2.0 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Aunque la concentración intercelular de CO_2 y la resistencia estomática resultaron similares ($P > 0.05$) entre variedades, el contenido de clorofila fue superior ($P < 0.05$) en la variedad Frío con $48.3 \pm 1.6\%$, en comparación con el resto de los tratamientos. Estos resultados revelan coeficientes de transpiración (H_2O transpirada/ CO_2 asimilado) ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{mol CO}_2$) de 250 y 280 para las variedades Frío y Común Americano y de 325 para la variedad Zaragoza-115. Se concluye que las variedades Frío y Común Americano tienen mayor asimilación neta de CO_2 y son más eficientes en el uso de agua, lo que puede contribuir a incrementar su rango de adaptación en agostaderos. De igual manera, estos mismos resultados podrían ser la explicación para la tolerancia al frío de las variedades probadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción del sitio de estudio.

El presente estudio se realizó en el Rancho Experimental de la Universidad de Sonora *Campus* Santa Ana, el cual se localiza a 16 km al este de la ciudad de Cananea, Sonora, sobre la carretera que comunica dicha ciudad con el poblado de Bacoachi (30° 58' 26.1" Latitud Norte y 110° 08' 22" Longitud Este) (Figura 2). El sitio de estudio se encuentra a 1,409 msnm, en un área de transición de pastizal mediano abierto y pastizal arbofrutescente en condición regular (Universidad de Sonora, 1967). La topografía del sitio es uniforme, con planos y lomeríos bajos con pendientes que varían del 3 al 7%. El tipo de suelo sobre el cual se localiza el sitio se define como Castañozem háplico (FAO-UNESCO, 1975), es de textura migajón arenoso y de profundidad mediana > 50 cm. El clima es templado semiseco BS¹ kw (x') (e'), con régimen pluvial preferentemente de verano (García, 1973). La precipitación y la temperatura media anual son de 520 mm y 16.3 °C respectivamente.

La vegetación está representada principalmente por herbáceas, seguida en orden de importancia por arbustos y árboles (Figura 3). En el estrato inferior predominan los zacates navajita azul (*Bouteloua gracilis*), navajita morada (*Bouteloua chondrosioides*), navajita velluda (*Bouteloua hirsuta*), navajita negra (*Bouteloua eriopoda*), navajita roja (*Bouteloua radicata*), navajita delgada (*Bouteloua repens*), navajita alacrán (*Bouteloua scorpioides*), banderilla (*Bouteloua curtipendula*), zacate toboso (*Hilaria mutica*), zacate galleta (*Hilaria belangeri*), zacate lobero (*Lycurus phleoides*), zacate tres barbas (*Aristida adscensionis* var *decolorata*), tres barbas de Arizona (*Aristida arizonica* V.), tres barbas barbados (*Aristida barbata* F.), entre otros (Beetle *et al.*, 1991). En el estrato superior predominan las especies



Figura 2. Localización del sitio de estudio.



Figura 3. Ilustración del sitio de estudio que muestra la zona de transición de pastizal mediano abierto y pastizal arbofrutesciente en condición regular.

de mezquite (*Prosopis juliflora*), palmilla (*Nolina texana*), táscale (*Juniperus spp.*), uña de gato (*Acacia greggii*), cósahui del norte (*Calliandra eriophylla*), encino (*Quercus spp.*) y agave (*Agave spp.*), entre otros (Universidad de Sonora, 1967; COTECOCA, 1988).

Metodología.

Selección del sitio de estudio. El sitio de estudio fue de aproximadamente 2 ha, y es representativo de los pastizales de la zona en donde predominan tres estratos típicos de vegetación, definidos principalmente por las características topográficas del sitio. Los estratos son: bajío, ladera baja y ladera alta. El bajío presenta suelos más profundos y una buena cobertura de las especies herbáceas, arbustivas y arbóreas. Este sitio tiende a ser uno de los más productivos por tener suelos más profundos y ricos y por recibir mucha más humedad por resultado de escurrimientos de las áreas adyacentes. La ladera baja aunque presenta una densidad de especies y cobertura similar a la anterior, presenta pendientes hasta de 3% y presenta suelos menos profundos y con mayor contenido de grava. La ladera alta presenta pendientes más pronunciadas entre 3 y 10%, y tiene también suelos poco profundos y con mayor cantidad de grava y piedra. Tanto la ladera alta como la baja tienen el problema de presentar suelos más pobres porque son menos fértiles y por perder más agua por escurrimiento. Consecuentemente las plantas de las mismas especies en las laderas baja y alta tienden a ser menos vigorosas y suculentas en comparación con las del bajío.

Como resultado de lo anterior se diseñó el presente estudio para incluir información de los tres estratos anteriormente descritos. Cada estrato se consideró como un bloque. Posteriormente se seleccionaron al azar ocho plantas de gramíneas y tres arbóreas en cada estrato o bloque. Las especies de gramíneas seleccionadas fueron: navajita azul, navajita velluda, navajita morada, banderilla, zacate gigante, popotillo plateado, zacate llorón o

volador y tres barbas vagabundo. Las especies de arbóreas seleccionadas fueron; bellota, mezquite y gatuño.

Se realizaron tres evaluaciones fotosintéticas durante el periodo de crecimiento activo de las plantas durante el verano de 2005: una al inicio (12 de agosto), otra a mediados (24 de agosto), y otra al final del verano (31 de agosto). En cada fecha de muestreo se seleccionaron plantas diferentes en los tres estratos del sitio experimental, y en cada muestreo se seleccionaron tres plantas al azar por especie, una en cada estrato del sitio. Como la actividad fotosintética de las plantas es muy fluctuante en diferentes horas del día, este estudio contempló analizar esas posibles variaciones. Por lo que en cada fecha de muestreo se tomaron las medidas de cada variable sobre las mismas plantas y hojas en tres tiempos del día: (mañana) 09:00 horas; (medio día) 13:00 horas; y (tarde) 17:00 horas.

Previo a las evaluaciones fotosintéticas y una vez que se seleccionaron las especies a muestrear se procedió a determinar el área foliar de las plantas. Para determinar el área foliar primero se seleccionó y se marcó la hoja que se iba a evaluar. El área foliar se calcula midiendo 5.75 cm de largo que es la longitud de la cámara para hoja angosta multiplicado por el ancho de la misma hoja en cm; y 2.5 cm de largo que es la longitud de la cámara para hoja ancha multiplicado por el ancho de la misma hoja en cm.

Parámetros evaluados.

Se llevaron a cabo mediciones instantáneas de asimilación neta de CO₂ (fotosíntesis) (mmol m⁻²s⁻¹), transpiración (mol m⁻²s⁻¹), conductancia estomática (mol m⁻²s⁻¹), concentración intercelular de CO₂ (ppm), resistencia estomatal (m⁻²smol⁻¹) y contenido de clorofila (%) en plantas intactas de las especies a probarse. Las evaluaciones para las primeras cinco variables se realizaron utilizando un equipo portátil de fotosíntesis LCA-4

ADC con sistema infrarrojo e intercambio gaseoso abierto (Analytical Development Co., Hoddesdon, England) (Figura 4). Se utilizó el equipo portátil de análisis infrarrojo de gases para realizar las mediciones instantáneas de fotosíntesis y transpiración porque es el método más usado para medir asimilación neta de CO₂, respiración y transpiración en plantas (Long y Hallgren, 1993; Hall *et al.*, 1993; Hall y Rao, 1994). Su popularidad se debe a la confianza, precisión, y simplicidad comparados con otros métodos. Se utilizó una cámara para hojas angostas (Figura 5) y una cámara para hojas anchas (Figura 6), englobando parte de la hoja en la cámara y permitiendo de 2 a 5 minutos para ajuste de la cámara con el fin de lograr el equilibrio deseado en la toma de datos. Para la determinación del contenido de clorofila en el follaje de las especies se utilizó un medidor de clorofila modelo SPAD-502 (Minolta Co., LTD. Japan) (Figura 7).

Diseño experimental y análisis estadístico.

El diseño experimental que se utilizó fue de bloques al azar. Se utilizaron 11 tratamientos, representados por las especies nativas; y 27 repeticiones. Cada variable evaluada se analizó individualmente mediante un análisis de varianza simple (Zar, 1984). Todos los valores se presentaron utilizando la media \pm la desviación estándar. Cuando se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre tratamientos, se utilizó la prueba de Duncan para la comparación de medias (Steel y Torrie, 1980). Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico COSTAT (COSTAT, 2002).



Figura 4. Equipo portátil de fotosíntesis LCA4 ADC con sistema infrarrojo e intercambio abierto utilizado en el estudio.



Figura 5. Ilustración de la cámara para hojas angostas utilizada para evaluar variables fotosintéticas.



Figura 6. Ilustración de la cámara para hojas anchas utilizada para evaluar variables fotosintéticas.



Figura 7. Ilustración del equipo modelo SPAD-502 utilizado para la medición de la clorofila.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La precipitación registrada durante el 2005, en la estación climatológica más cercana al sitio de estudio que es el de la Compañía Mexicana de Cananea fue de 583.5 mm. Éste año fue cuando se realizaron las evaluaciones fotosintéticas de las especies nativas en el agostadero. Como se puede observar, a pesar de que la precipitación estuvo retrasada durante el verano, el total anual recibido estuvo cerca de la media regional de los últimos 57 años que es de 593.61 mm (Figura 8).

Asimilación neta de CO₂.

La asimilación neta de CO₂ (fotosíntesis) fue diferente ($P < 0.05$) entre especies (Figura 9). Las especies de navajita azul, navajita morada, banderilla, zacate gigante y popotillo plateado lograron los mayores ($P < 0.05$) valores de fotosíntesis y resultaron similares ($P > 0.05$) entre sí, con 17.3 ± 12.5 , 15 ± 10.6 , 14.9 ± 9.8 , 14 ± 11.0 y 18.1 ± 12.2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. Con valores intermedios de fotosíntesis resultaron las especies de navajita velluda, zacate volador, tres barbas vagabundo y mezquite con 9.9 ± 7.7 , 11.5 ± 8.4 , 11 ± 11.4 y 12.6 ± 8.0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente, siendo todos relativamente similares ($P > 0.05$) entre sí. Las especies de bellota y gatuño mostraron los menores valores de fotosíntesis y resultaron diferentes ($P < 0.05$) a las demás especies con 5.5 ± 3.9 y 7 ± 4.7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente.

El CO₂ proviene del aire y pocas veces es una limitante para el proceso fotosintético, aunque solo el 0.03% de la atmósfera esta constituida por CO₂. Por lo tanto, el manejo del agostadero tiene muy poco efecto en la disponibilidad de CO₂ para fotosíntesis. Algunos factores que determinan el rango de fotosíntesis por las plantas son: área de la superficie de la hoja, intensidad y calidad de la luz, cantidad de CO₂ en el aire,

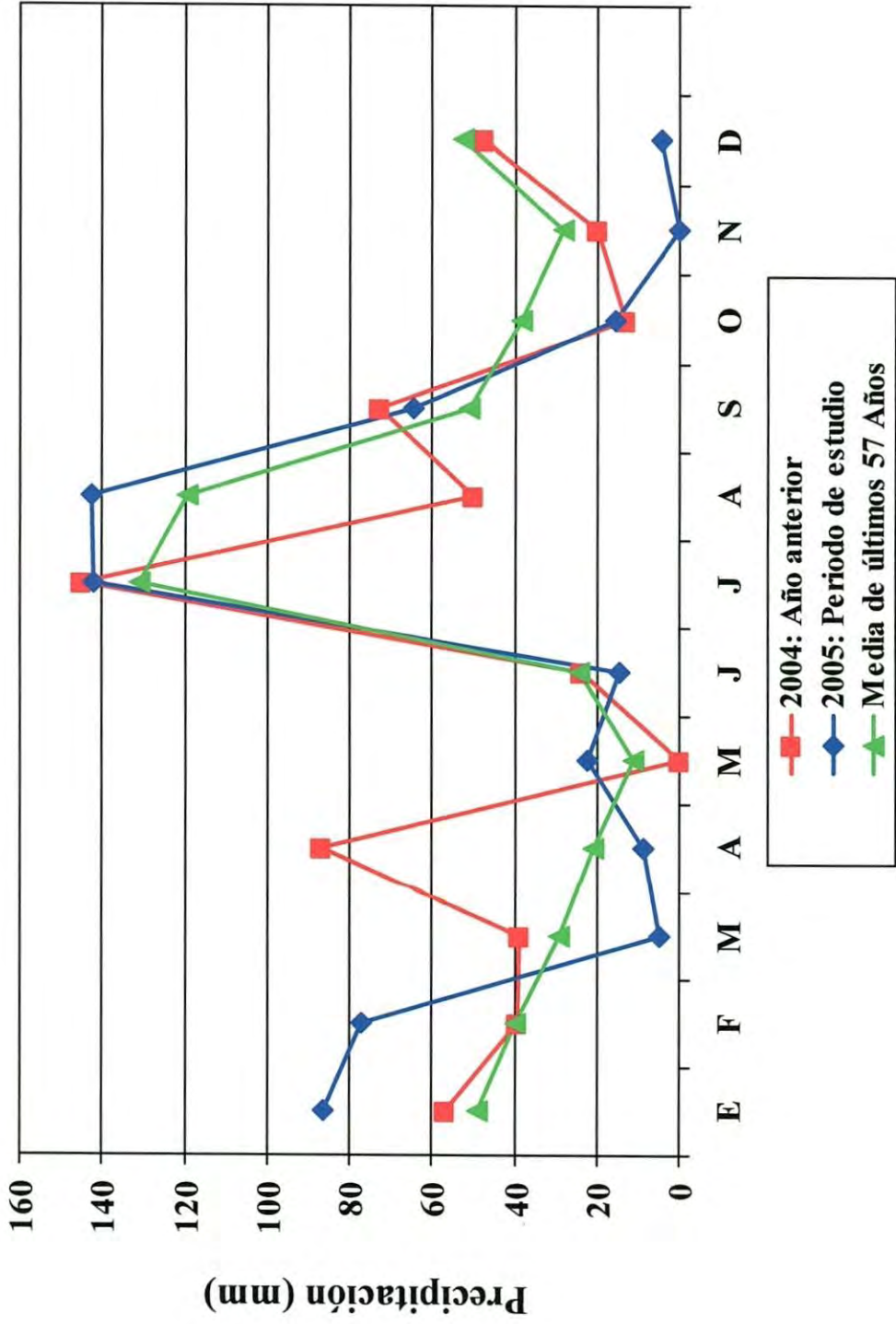


Figura 8. Precipitación mensual registrada en la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio.

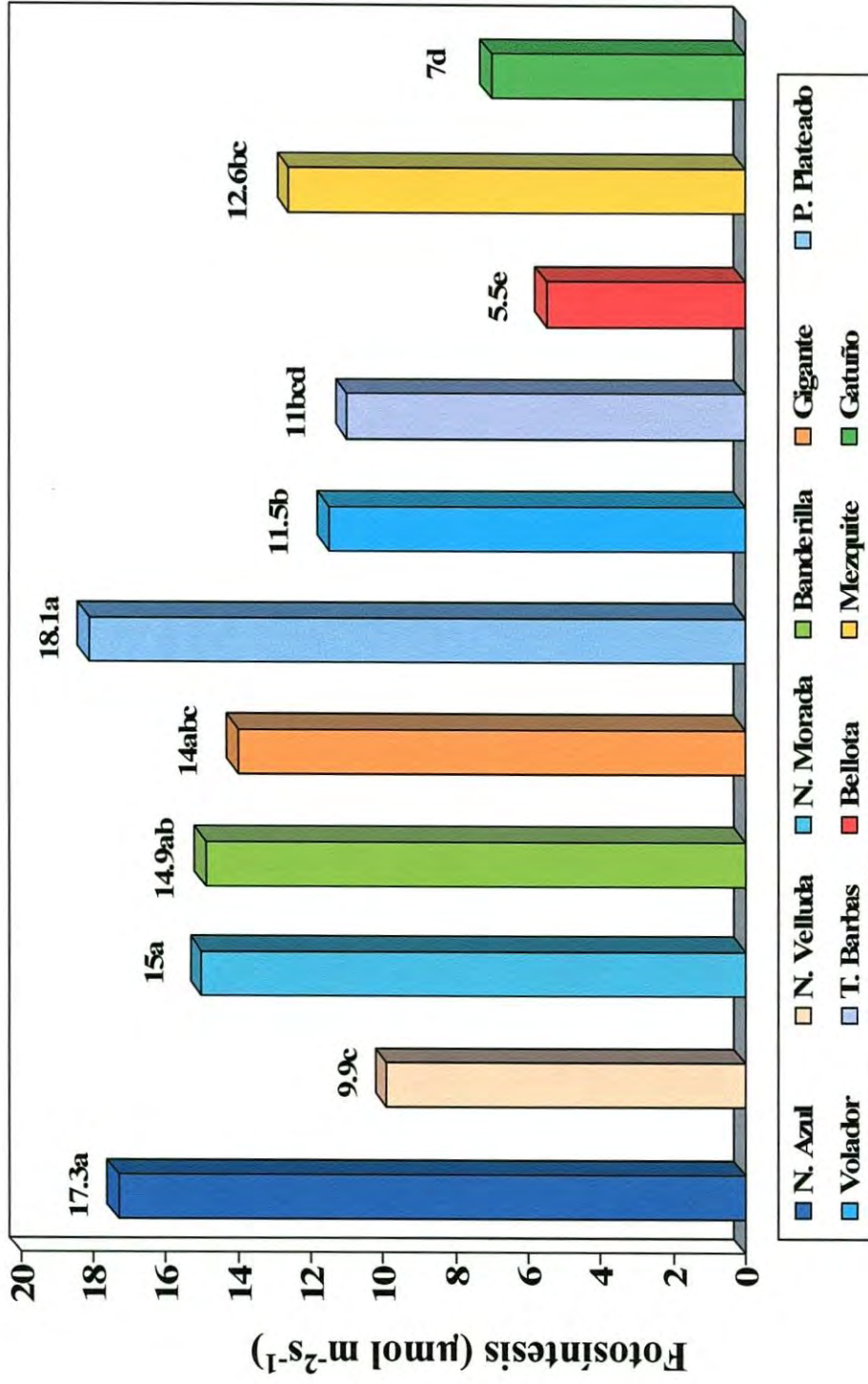


Figura 9. Asimilación Neta de CO₂ (Fotosíntesis) en once especies nativas en un pastizal mediano arborescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia (P<0.05) entre especies.

eficiencia fisiológica de la planta, nutrientes en el suelo, abastecimiento de agua y temperatura (Holechek *et al.*, 2004).

En una investigación realizada por Ribaski (1999), donde evaluó la influencia del *Prosopis juliflora* en la disponibilidad y calidad del forraje *Cenchrus ciliaris* en la región Brasileña, obtuvo como resultados fotosintéticos que la intensidad luminosa medida sobre la pastura existente debajo de la copa de los árboles fue significativamente menor que aquella observada en la pastura cultivada a pleno sol. Consecuentemente, los valores obtenidos para la fotosíntesis bajo esas condiciones, presentan una tendencia similar de comportamiento. En condiciones de sombra por los árboles, la fotosíntesis fue menor ($4.74 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y significativamente diferente de la obtenida en pasturas a plena luz ($19.25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Se estudió la respuesta fisiológica y de crecimiento del pino taeda (*Pinus taeda* L.) bajo tratamiento de fuego, herbicidas y fertilizantes en dos sitios de estudio (Cherokee Ridge y Sweet Union). Mediciones obtenidas en el verano del 2000 para Cherokee Ridge no mostraron diferencia significativa con los tratamientos de control, sin embargo, se obtuvieron diferencias entre el tratamiento de fertilizado y de no fertilizado, con mayores rangos fotosintéticos, conductancia estomática y transpiración con $4.18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $0.047 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $2.15 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. Kleiner *et al.* (1992) encontraron resultados similares en plántulas de encinos (*Quercus* spp.), concluyeron que el desempeño fisiológico no es mejorado al aumentar la nutrición en especies de los encinos utilizados. Esto mismo también puede ser cierto para el pino taeda en condiciones secas (Goodwin *et al.*, 2004).

Transpiración.

La transpiración fue diferente ($P < 0.05$) entre especies (Figura 10). Las especies de navajita azul, navajita velluda y navajita morada lograron los mayores ($P < 0.05$) valores de

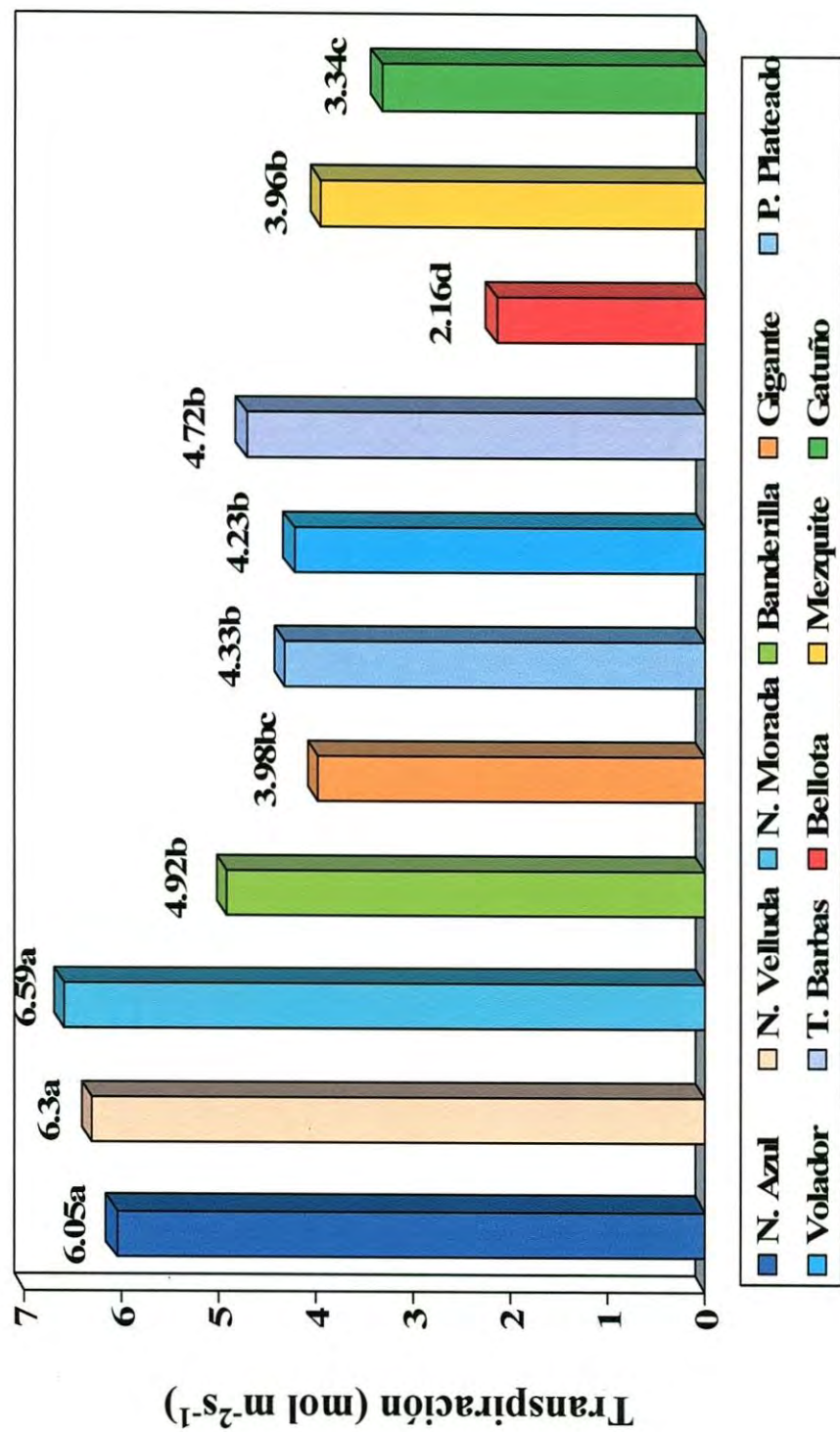


Figura 10. Transpiración en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia ($P < 0.05$) entre especies.

transpiración y resultaron similares ($P>0.05$) entre sí, con 6.05 ± 2.8 , 6.3 ± 3.5 y 6.59 ± 2.7 mol $m^{-2}s^{-1}$, respectivamente. Con valores intermedios de transpiración resultaron las especies de banderilla, zacate gigante, popotillo plateado, zacate volador, tres barbas vagabundo, mezquite y gatuño con 4.92 ± 2.7 , 3.98 ± 2.3 , 4.33 ± 2.5 , 4.23 ± 2.4 , 4.72 ± 2.9 , 3.96 ± 2.3 y 3.34 ± 1.9 mol $m^{-2}s^{-1}$, respectivamente; siendo todos relativamente similares ($P>0.05$) entre sí. La bellota fue diferente ($P<0.05$) al resto de las variedades logrando los menores promedios de transpiración con 2.16 ± 0.8 mol $m^{-2}s^{-1}$.

De acuerdo con Brown (1977), las plantas del agostadero están sujetas a estrés de agua, por lo que han desarrollado varias modificaciones para reducir pérdida por transpiración. Sin embargo, existe una amplia variación en tolerancia a sequía entre las plantas del agostadero. Las plantas experimentan estrés de agua cuando el rango de absorción por las raíces es excedida por el rango de transpiración.

La disponibilidad de agua para el proceso fotosintético es fuertemente afectada por el manejo del agostadero. El pastoreo intensivo puede incrementar el estrés de humedad de la planta debilitando el sistema radicular, causando pérdida excesiva de agua del suelo y evaporándose de manera excesiva la humedad del suelo (Holechek *et al.*, 2004).

Las raíces de las especies arbóreas son generalmente más extensas que las de gramíneas. Algunas arbóreas, tales como el mezquite (*Prosopis* spp.), tienen su sistema radicular muy profundo, lo cual le permite a la planta llegar a fuentes de agua muy profundas debajo del suelo (Holechek *et al.*, 2004).

Conductancia estomática.

La conductancia estomática también resultó diferente ($P<0.05$) entre especies (Figura 11). Los zacates navajita azul, navajita velluda y navajita morada lograron los

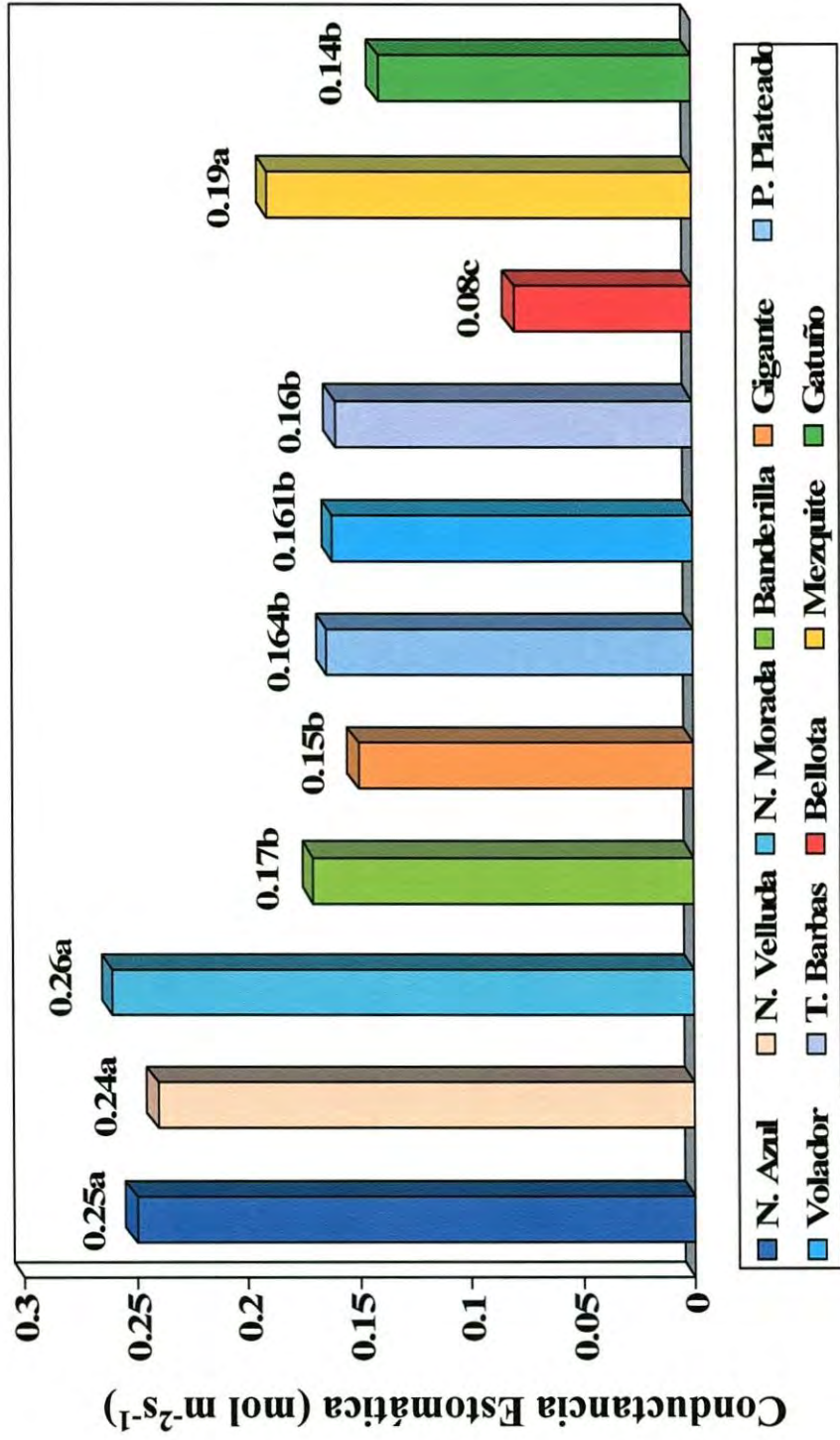


Figura 11. Conductancia estomática en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutescente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia ($P < 0.05$) entre especies.

mayores valores de conductancia estomática y resultaron similares ($P>0.05$) entre sí, pero diferentes ($P<0.05$) al resto de las especies con 0.25 ± 0.17 , 0.24 ± 0.21 y 0.26 ± 0.14 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. Las especies con valores intermedios de conductancia estomática que fueron relativamente similares ($P>0.05$) entre sí son el banderilla, zacate gigante, popotillo plateado, zacate volador, tres barbas vagabundo, mezquite y gatuño con 0.17 ± 0.13 , 0.15 ± 0.11 , 0.164 ± 0.13 , 0.161 ± 0.13 , 0.16 ± 0.13 , 0.19 ± 0.17 y 0.14 ± 0.1 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. La bellota fue diferente ($P<0.05$) al resto de las especies y logró los menores promedios de conductancia estomática con 0.08 ± 0.04 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Se han encontrado varios estudios (Vickery, 1972; Detling y Painter, 1983; Wallace *et al.*, 1984), que reportan la existencia de un incremento en los rangos fotosintéticos después del pastoreo o poda de los zacates. Algunos de estos estudios correlacionan el incremento de la fotosíntesis con el incremento de la conductancia estomática (Wallace, 1990).

La disponibilidad de agua es un factor primario que determina el crecimiento de la planta. El agua es un constituyente químico necesario en la fotosíntesis y sirve para mantener los estomas abiertos y la planta turgente. Cuando los estomas se cierran debido al estrés de agua, la entrada de CO_2 a la planta es detenida (Holechek *et al.*, 2004).

El control estomatal del intercambio de gas de plantas en ecosistemas áridos, es especialmente fuerte porque las plantas en estas regiones son más propensas a estar bajo tensión prolongada por estrés de agua severo (Reynolds *et al.*, 1999). Hacer un modelo para la medición de la conductancia estomática para plantas áridas es particularmente competitivo, ya que los procesos fisiológicos de las plantas en regiones áridas están más propensas a estar bajo condiciones extremadamente adversas (Gao *et al.*, 2005).

En un estudio realizado por McLeod y Burke (2004), donde se midieron variables fotosintéticas en plántulas de encino laurel (*Quercus laurifolia* Michaux) bajo distintos niveles de luz, encontraron que cuando la relación entre conductancia y fotosíntesis cambia, la capacidad fotosintética de las plántulas será alterada. Con valores de conductancia bajos, la fotosíntesis y la conductancia están linealmente relacionadas: la fotosíntesis esta limitada por la conductancia estomatal y se dice que la fotosíntesis esta limitada-estomatalmente. Una vez que los estomas están completamente abiertos, el rango fotosintético esta regulado por la habilidad de los cloroplastos para fijar CO₂. También encontraron que valores máximos más altos de fotosíntesis con una conductancia estomatal similar implica modificaciones internas de la hoja. Las hojas de las plántulas que recibían completamente la luz solar estaban más modificadas, y las hojas con menores niveles de luz estaban menos modificadas.

Concentración intercelular de CO₂.

La concentración intercelular de CO₂ fue diferente ($P < 0.05$) entre especies (Figura 12). Los mayores valores de concentración intercelular de CO₂ resultaron en las especies de navajita velluda, navajita morada, zacate volador, tres barbas vagabundo, bellota y gatufño, resultando diferentes ($P < 0.05$) al resto de las especies con 296 ± 61.5 , 284 ± 78.9 , 270 ± 85.1 , 279 ± 99.1 , 263 ± 82.8 y 285 ± 80.9 ppm, respectivamente. Los valores intermedios de concentración intercelular de CO₂ los obtuvieron las especies de navajita azul, banderilla, zacate gigante y mezquite, resultando relativamente similares ($P > 0.05$) entre sí, pero diferentes ($P < 0.05$) a las otras especies con 239 ± 60 , 215 ± 57.7 , 215 ± 75.2 y 244 ± 91.4 ppm, respectivamente. El popotillo plateado fue diferente ($P < 0.05$) al resto de las especies y logró los valores más bajos de concentración intercelular de CO₂ de 158 ± 75.2 ppm.

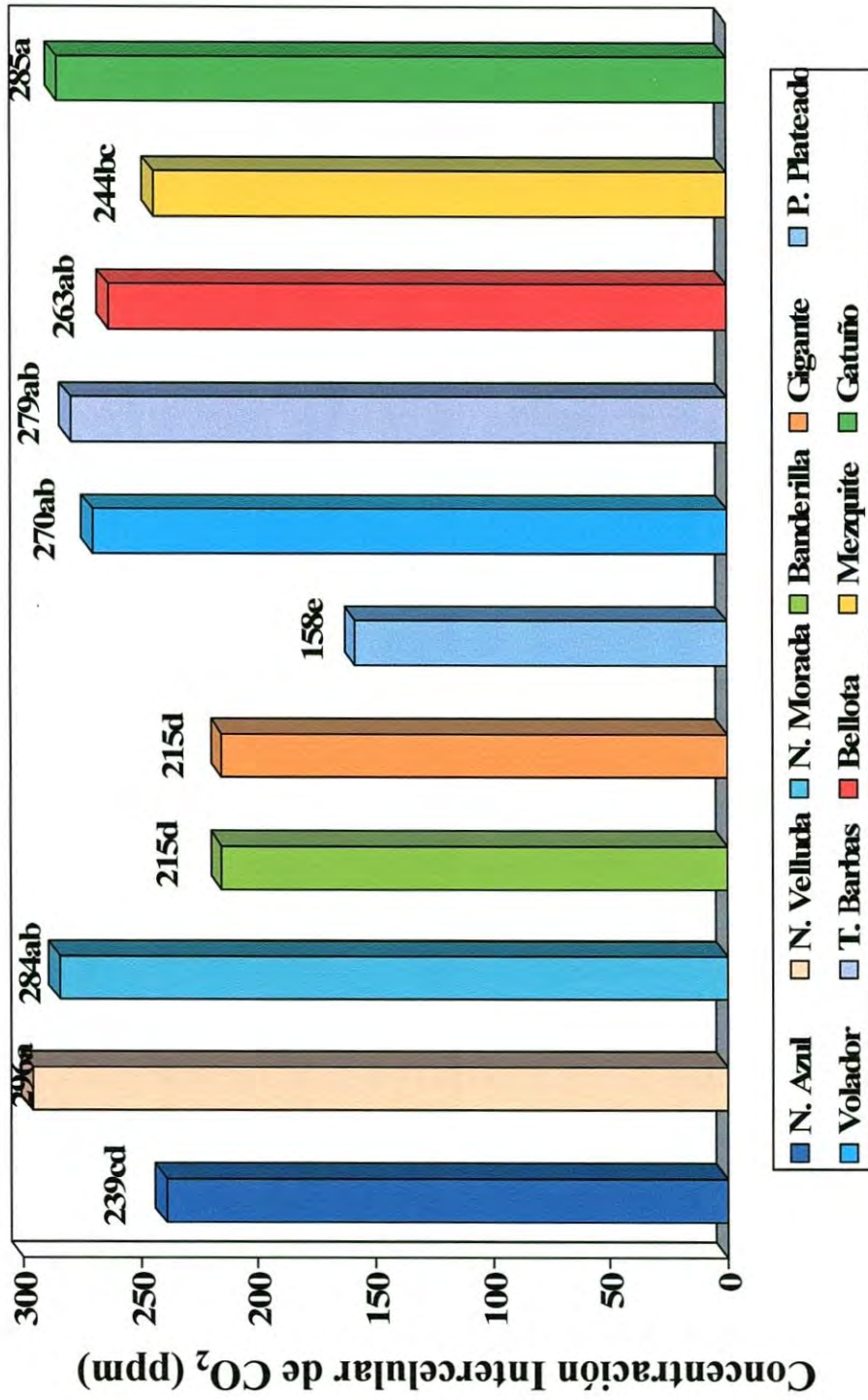


Figura 12. Concentración intercelular de CO₂ en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutecente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia ($P < 0.05$) entre especies.

Una concentración intercelular de CO₂ baja, indica un rango de asimilación mesófila más alto. La concentración intercelular de CO₂ por lo regular aumenta en hojas deshidratadas porque el aparato fotosintético no puede descomponer rápidamente el CO₂ para agotar la concentración intercelular de CO₂ (Lauer y Boyer, 1992; Epron y Cornic, 1993).

Al incrementarse la conductancia, la fotosíntesis y transpiración usualmente se incrementan también, ya que la conductancia es una medición de rangos de intercambio de gases y vapor de agua que entra y sale de la hoja. Al incrementarse el rango fotosintético, la concentración intercelular de CO₂ disminuye, ya que la difusión de CO₂ hacia dentro de la hoja no puede mantenerse con la disminución de CO₂ que esta siendo fijado mediante mayores rangos fotosintéticos (McLeod y Burke, 2004).

Resistencia estomatal.

La resistencia estomatal resultó diferente ($P < 0.05$) entre especies (Figura 13). La bellota logró los mayores valores y fue diferente ($P < 0.05$) al resto de las especies con $16.8 \pm 10 \text{ m}^{-2} \text{smol}^{-1}$. Los valores intermedios de resistencia estomatal fueron obtenidos por las especies de banderilla, zacate gigante, popotillo plateado, zacate volador, tres barbas vagabundo, mezquite y gatuño, resultando relativamente similares ($P > 0.05$) entre sí, pero diferentes ($P < 0.05$) al resto de las especies con 9.08 ± 7.1 , 11.2 ± 8.1 , 10.1 ± 6.9 , 10.8 ± 8.4 , 10 ± 6.4 , 10.2 ± 8.5 y $13 \pm 11.8 \text{ m}^{-2} \text{smol}^{-1}$, respectivamente. Las especies de navajita azul, navajita velluda y navajita morada mostraron los menores ($P < 0.05$) valores de resistencia estomatal, siendo relativamente similares ($P > 0.05$) entre sí, con 6.29 ± 4.1 , 6.67 ± 4.2 y $5.37 \pm 3.3 \text{ m}^{-2} \text{smol}^{-1}$, respectivamente.

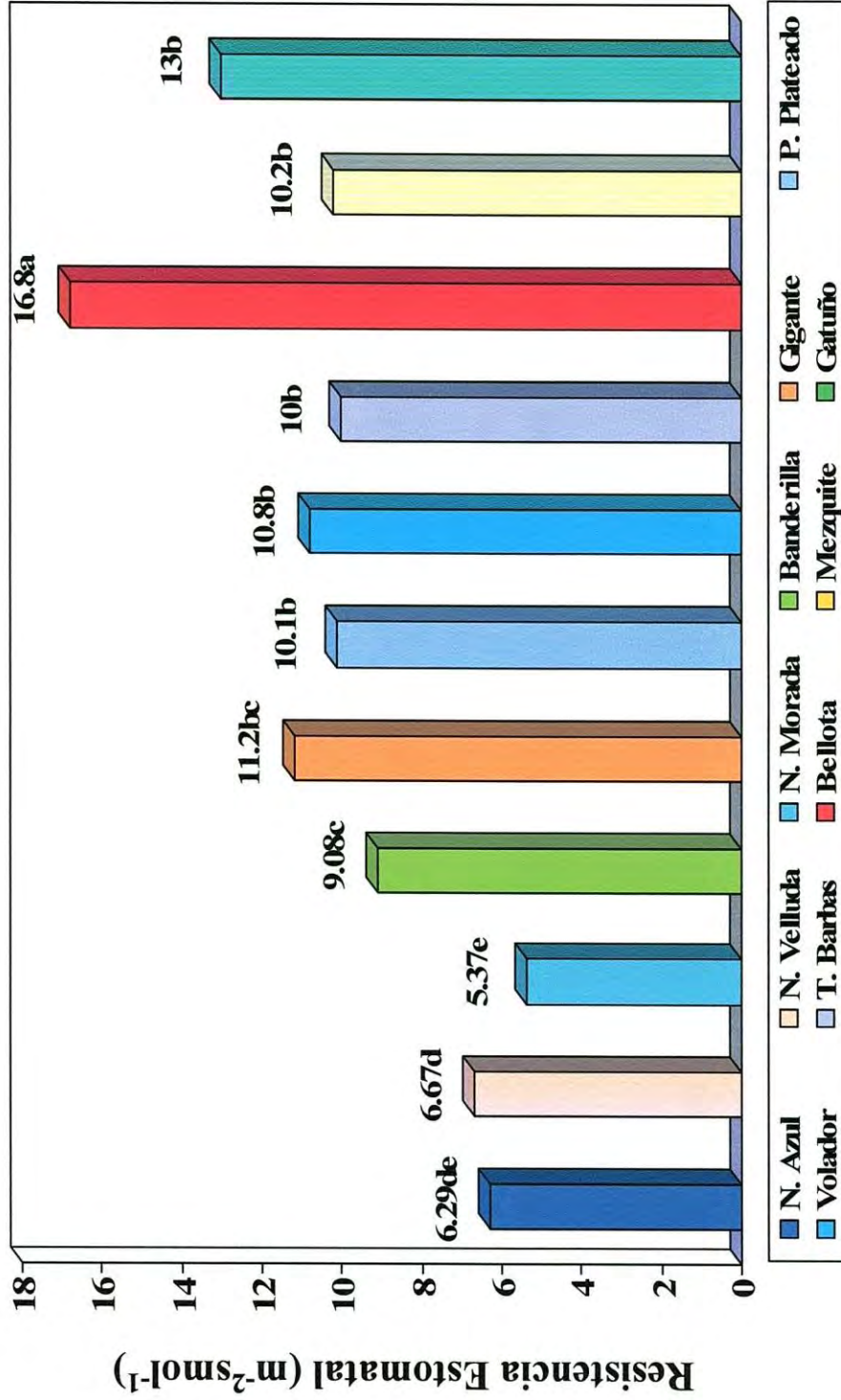


Figura 13. Resistencia estomatal en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia ($P < 0.05$) entre especies.

En una investigación realizada por Parra *et al.* (2001) donde evaluaron transpiración y resistencia estomática en manzano 'Golden Delicious' injertado sobre portainjertos clonales, obtuvieron como resultados que la variable de resistencia estomatal presentó un patrón inverso al de la transpiración, esto es que a mayor transpiración, menor resistencia estomática para dejar escapar agua del interior de la hoja a la atmósfera mediante el proceso de evaporación. La resistencia estomática fue hasta dos veces mayor en los tratamientos de temporal a suelo desnudo que en fertirriego y acolchado, sobre todo al inicio y al final de la temporada; se observó que también está en función de la humedad en el suelo, ya que al inicio de la estación, temporal a suelo desnudo y acolchado presentaron una mayor resistencia estomática. Estos resultados indican que el déficit hídrico en el suelo provoca cambios metabólicos en la raíz de la planta, que son transmitidos a las hojas, regulando, en particular, el comportamiento del estoma y, con ello, la salida de agua hacia la atmósfera; una vez que pasa el estrés, la planta tiene la capacidad de recuperar su estado normal.

La literatura indica que el órgano que recibe el estímulo del déficit hídrico en el suelo es la raíz, la cual sintetiza ácido abscísico (Olien y Lakso, 1986; Davies y Zhang, 1991), lo transporta vía xilema hasta las hojas y ahí induce cambios en la permeabilidad de la membrana de las células guarda, las cuales liberan solutos (principalmente K^+ y Ca^{2+}) (Roberts, 1998) hacia el citoplasma de las células acompañantes, y con ello agua, disminuyendo el potencial de turgencia, que hace que los estomas se cierren (Salisbury y Ross, 1992; Ruiz *et al.*, 1993; Maathuis *et al.*, 1997).

Contenido de clorofila.

El contenido de clorofila también resultó diferente ($P < 0.05$) entre especies (Figura 14). El mezquite logró el mayor ($P < 0.05$) contenido de clorofila con $44.4 \pm 10.8\%$. Los

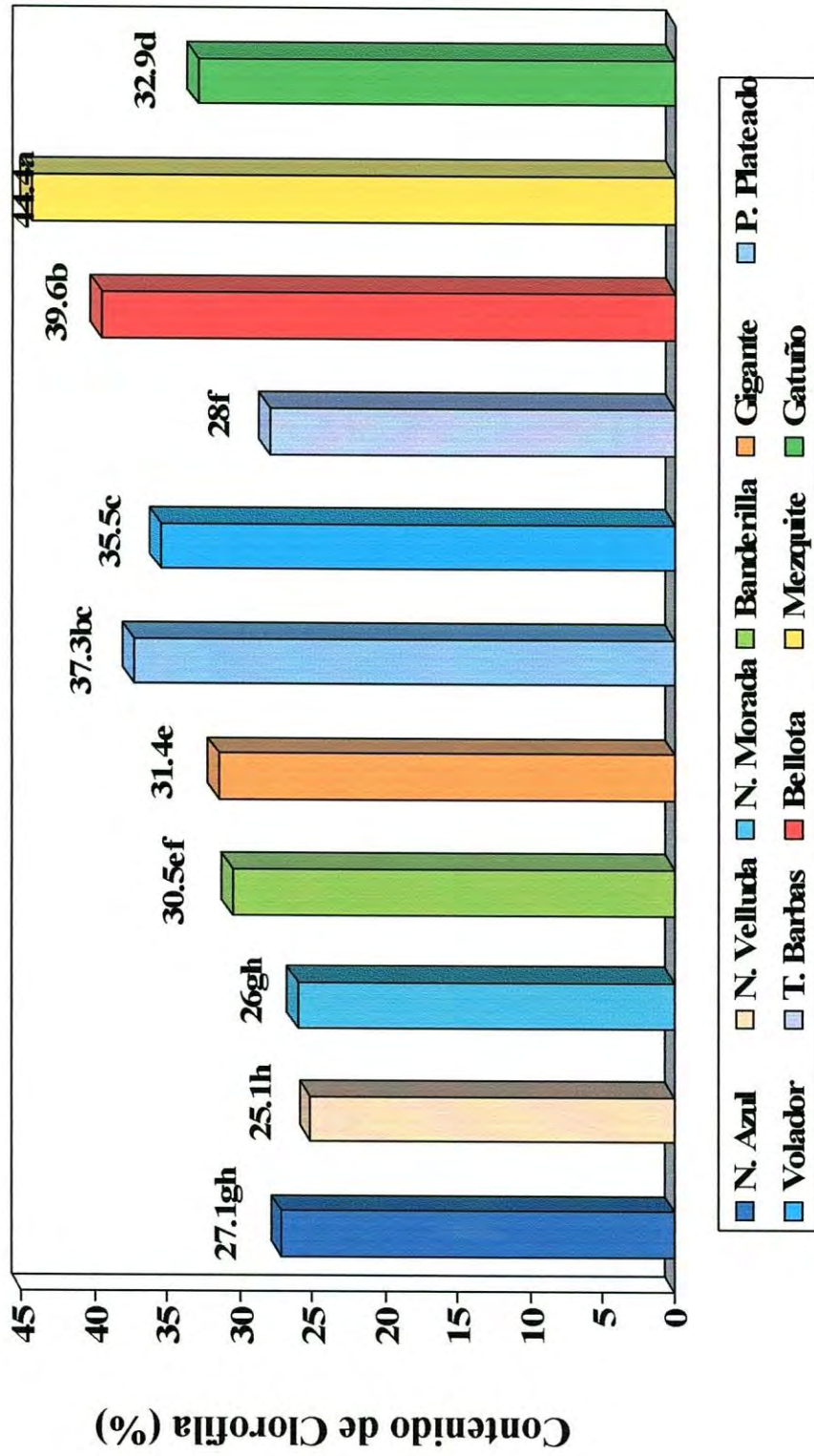


Figura 14. Contenido de clorofila en once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

*Literales distintas indican diferencia ($P < 0.05$) entre especies.

valores intermedios de contenido de clorofila los obtuvieron las especies de popotillo plateado, zacate volador, bellota y gatuño, resultando relativamente similares ($P>0.05$) entre sí, pero diferentes ($P<0.05$) al resto de las especies, con 37.3 ± 4.5 , 35.5 ± 5.9 , 39.6 ± 4.2 y $32.9\pm 6.2\%$, respectivamente. La navajita azul, navajita velluda, navajita morada, banderilla, zacate gigante y tres barbas vagabundo resultaron con las concentraciones más bajas de contenido de clorofila, siendo relativamente similares ($P>0.05$) entre sí, pero diferentes ($P<0.05$) a las demás especies con 27.1 ± 4.2 , 25.1 ± 5.2 , 26 ± 4.6 , 30.5 ± 5.1 , 31.4 ± 4.1 y $28\pm 6.2\%$, respectivamente.

Se ha encontrado que normalmente, las hojas que se desarrollan en la sombra muestran una mayor cantidad de clorofila que las que lo hacen a libre exposición (Boardman, 1977; Frienship-Keller *et al.*, 1987; Igboanugo, 1989). Según Kramer y Kozlowoski (1979), esto ocurre porque la clorofila es constantemente sintetizada y destruida (foto-oxidación) en presencia de luz. Bajo intensidades luminosas muy altas, la velocidad de descomposición es mayor, alcanzando un equilibrio a una concentración más baja.

Coefficiente de transpiración.

Los resultados revelan coeficientes de transpiración (H_2O transpirada/ CO_2 asimilado) ($mol H_2O/mol CO_2$) variables para todas las especies (Figura 15). Las especies con los menores coeficientes de transpiración fueron, popotillo plateado con 239, zacate gigante con 284 y mezquite con 314. Los valores intermedios de coeficientes de transpiración fueron para las especies de banderilla con 330, navajita azul con 349, zacate volador con 367 y bellota con 392. Los mayores valores de coeficientes de transpiración los lograron las especies de tres barbas vagabundo con 429, navajita morada con 439, gatuño

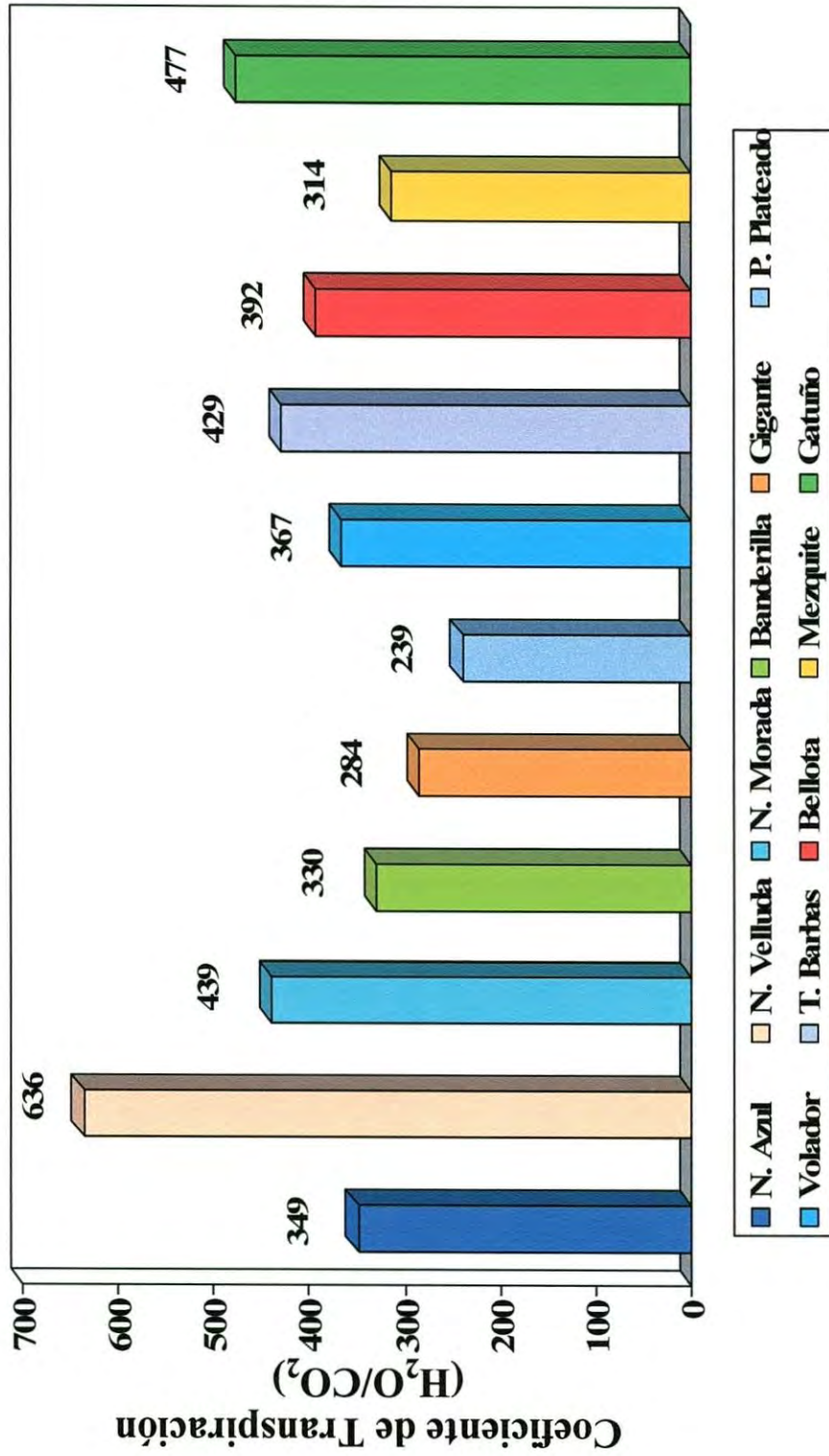


Figura 15. Coeficiente de transpiración de once especies nativas en un pastizal mediano arbofrutesciente en Cananea, Sonora durante el verano de 2005.

con 477 y navajita velluda con 636. Esto indica que las especies con menor coeficiente de transpiración tienen una mayor asimilación neta de CO₂ y son más eficientes en el uso de agua, lo que puede contribuir a incrementar su rango de adaptación en agostaderos.

La resistencia al pastoreo es comúnmente utilizada para describir la habilidad relativa de las plantas para sobrevivir al pastoreo. Estrategias para hacer frente al pastoreo difieren ampliamente entre especies de plantas. Sin embargo, pueden ser agrupadas en dos categorías básicas que involucran al mecanismo de evitación y mecanismo de tolerancia (Briske, 1991). El mecanismo de evitación reduce la probabilidad y severidad de la defoliación de la planta, mientras que el mecanismo de tolerancia facilita el crecimiento después de la defoliación. Los herbívoros en los agostaderos han pastoreado y ramoneado las plantas por un periodo indefinido de tiempo. Muchos observadores creen que la coevolución de las plantas y animales ha resultado en el desarrollo de tolerancia a la defoliación por algunas especies de plantas en los agostaderos, y evitación a la defoliación en otras. Sin embargo, la defoliación, al grado que remueve tejidos fotosintéticos, reduce la habilidad de las plantas para competir en los ambientes naturales (Caldwell *et al.*, 1981).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Bajo las condiciones en las que se realizó el presente trabajo se concluye que las especies clave en los pastizales tienen como ventaja una mayor asimilación neta de CO_2 con respecto a las menos deseables, pero presentan un bajo contenido de clorofila, resistencia estomatal y alta transpiración, lo cual las coloca en desventaja bajo una fuerte presión de pastoreo, ya que las mejores especies tienen mayor posibilidad de ser desplazadas por las menos deseables. Lo anterior obliga al desarrollo de sistemas de utilización que permitan el descanso y reproducción de las especies deseables para asegurar su permanencia y reproducción en estos sistemas.

Es importante continuar trabajando con este tipo de variables fotosintéticas con el fin de encontrar respuestas que ayuden a entender la fragilidad o resistencia de las especies en los agostaderos. Solamente así es posible desarrollar sistemas de manejo que ayuden a conservar los pastizales en buen estado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Archer, S. 1999. Woody plant encroachment into Southwestern Grasslands and Savannas: rates, patterns and proximate causes. Pp 13-68. *In*: M. Vavra, W. A. Laycock and R. D. Pieper (editors). Ecological implications of livestock herbivory in the west. Society for Range Management.
- Ayala, A. F. 2003. Características fotosintéticas de tres variedades de zacate Buffel [*Cenchrus ciliaris* (L.) Link] en Santa Ana, Sonora. Tesis Profesional. Universidad de Sonora – Unidad Santa Ana. Santa Ana, Sonora, México. 41 p.
- Beetle, A. A., D. Johnson, A. Navarro y R. Alcaraz. 1991. Gramíneas de Sonora. SAGAR-COTECOCA. Gob. del Estado de Sonora. Hermosillo, Sonora, México. 174 p.
- Bidwell, R. G. S. 1979. Fisiología vegetal. Macmillan Publishing. Canada. 784 p.
- Blackburn, W. H., T. L. Thurow and C. A. Taylor Jr. 1986. Soil erosion on rangeland. Pp. 31-39. *In*: Sym. Proc. Use of cover, soil and weather data in rangeland monitoring. Society for Range Management.
- Boardman, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, CA. 28:355-377.
- Branden, C. and J. Tooze. 1991. Introduction to protein structure. Garland Publishing. U.S.A. 302 p.
- Briske, D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. Pp. 11-26. *In*: R. K. Heitschmidt and J. W. Stuth (Eds.). Grazing management: An ecological perspective. Timber Press, Portland, OR. U.S.A.
- Briske, D. D. and J. H. Richards. 1995. Plant responses to defoliation: A physiological, morphological and demographic evaluation. Pp. 635-710. *In*: D. J. Bedunah and R. E. Sosebee (editors). Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology. Society for Range Management.
- Brown, R. W. 1977. Water relations of range plants. Pp. 97-140. *In*: R. E. Sosebee (Ed.). Rangeland Plant Physiology. Range Science Series No. 4. Society of Range Management, Denver, CO. U.S.A.
- Cable, D. R. 1975. Range management in the chaparral type and its ecological basis: the status of our knowledge. Res. Pap. RM-155. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 30 p.

- Caldwell, M. M., J. H. Richards, D. A. Johnson, R. S. Nowak, and R. S. Dzurec. 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*. 50:14-24.
- COSTAT. 2002. Costat Statistical Software. Versión 6.101. Monterey, California 93940, U.S.A. 442 p.
- COTECOCA. 1988. Comisión Técnico Consultiva para la Determinación de Coeficiente de Agostadero. Tipos de vegetación, sitios de productividad forrajera y coeficientes de agostadero del Estado de Sonora. Hermosillo, Sonora, México. 361 p.
- Cox, J. R., H. L. Morton, T. N. Johnsen Jr., G. L. Jordan, S. C. Martin and L. C. Fierro. 1982. Vegetation restoration in the Chihuahuan and Sonoran deserts of North America. USDA-ARS Agriculture Reviews and Management. Western Series No. 28.
- Cox, J. R., M. H. Martin-R., F. A. Ibarra-F. and H. L. Morton. 1986. Establishment of range grasses on various seedbeds at creosotebush (*Larrea tridentata*) sites in Arizona, U. S. A., and Chihuahua, Mexico. *Journal of Range Management*. 39:540-546.
- Davies, W. J. and J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42:55-76.
- Detling J. K. and E. L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia*. 57:65-71.
- Dodd, J. L. and Q. D. Skinner. 1990. Water harvesting and management of arid lands. Pp. 101-112. *In: Advances in range management in arid lands*. Kegan Paul Inst., London and New York, and Kuwait Found. Adv. Sci.
- Dyksterhuis, E. J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *Journal of Range Management*. 2:104-115.
- Epple, L. and A. Orth. 1995. A field guide to the plants of Arizona. Falcon Publishing, Inc. 347 p.
- Epron, D. and G. Cornic. 1993. The use of chlorophyll fluorescence to investigate the effects of dehydration on leaf photosynthesis. *Current Topics Plant Physiology*. 1:177-184.
- FAO-UNESCO. 1975. Soil map of the world. U.S.A., Mexico and Central America. 4:34-41.
- Felger, R. S., M. B. Johnson, and M. F. Wilson. 2001. The trees of Sonora, Mexico. Oxford University Press. 391 p.

- Fetene, M. and Y. Feleke. 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical afro-montane forest. *Journal of Tropical Ecology*. Cambridge University Press. 17:269-283.
- Figueroa, J. 2003. Valor nutritivo y preferencia animal de tres variedades de zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) en la región de Cananea, Sonora. Tesis Profesional. Universidad de Sonora – Unidad Santa Ana. Santa Ana, Sonora, México. 52 p.
- Frank, A. B. 2003. Evapotranspiration from northern semiarid grasslands. *Agronomy Journal*. 95:1504-1509.
- Frank, A. B., S. Bittman, and D. A. Johnson. 1996. Water relations in cool-season grasses. Pp. 127-164. *In*: L. E. Moser, D. R. Buxton, and M. D. Casler (ed.) Cool-season forage grasses. Agronomy Monographs 34. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- Friendship-Keller, R. A., M. J. Tsujita and D. P. Ormrod. 1987. Light acclimatization effects on Japanese maple for interior use. *HortScience*, Alexandria. 22:929-931.
- Gao, Q., M. Yu, X. Zhang, H. Xu and Y. Huang. 2005. Modelling seasonal and diurnal dynamics of stomatal conductance of plants in a semiarid environment. *Functional Plant Biology*. 32:583-598.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. México. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 71 p.
- Gardner, F. P., R. B. Pearce and R. L. Mitchell. 1985. Physiology of crop plants. The Iowa State University Press. U.S.A. 327 p.
- Goodwin, E. J., L. M. Marino, H. M. Williams, B. P. Oswald and K. W. Farrish. 2004. Physiological and growth responses of midrotation loblolly pine to treatments of fire, herbicide, and fertilizer. Pp. 48-53. *In*: K. F. Connor (ed.). Proceedings of the 12th Biennial Southern Silvicultural Research Conference. Gen. Tech. Rep. SRS-71. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. 594 p.
- Hall, D. O. y K. K. Rao. 1994. Photosynthesis. Cambridge University Press. Fifth ed. London, England. 211 p.
- Hall, D. O., J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhar-Nordenkamp, R. C. Leegood and S. P. Long. 1993. Photosynthesis and production in a changing environment. Ed. Chapman & Hall. London, England. 464 p.
- Heady, H. F. and R. D. Child. 1994. Rangeland ecology and management. Westview Press, Inc. Boulder, Colorado, U.S.A. 519 p.

- Hitchcock, A. S. 1971. Manual of the grasses of the United States. Dover Publications Inc. Vol. I. Second Edition. New York, U.S.A. 569 p.
- Holechek, J. L., D. Galt, and J. Navarro. 2001. What's the trend? Rangelands. 23(3):10-13.
- Holechek, J. L., R. D. Pieper, and C. H. Herbel. 2004. Range management; principles and practices. Ed. Prentice Hall. Fifth Edition. New Jersey, U.S.A. 607 p.
- Hopkins, W. G. 1995. Introduction to plant physiology. Ed. John Wiley & Sons. U.S.A. 464 p.
- Igboanugo, A. B. I. 1989. Adaptation to changes in illumination of chloroplast structure, chlorophyll content and light transmission of mature leaves of some deciduous tree seedlings. Botanical Bulletin of Academia Sinica, Taipei. 30:133-142.
- Jones, P., L. H. Allen, Jr., J. W. Jones, K. J. Boote, and W. J. Campbell. 1984. Soybean canopy growth, photosynthesis, and transpiration responses to whole-season carbon dioxide enrichment. Agronomy Journal. 76:633-637.
- Kearney, T. H., R. H. Peebles, J. T. Howell and E. McClintock. 1960. Arizona flora. 2nd ed. Berkeley, CA: University of California Press. 1,085 p.
- Kimball, B. A. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. Agronomy Journal. 75:779-788.
- Kleiner, K. W., M. C. Abrams and J. C. Schultz. 1992. The impact of water and nutrient deficiencies on the growth, gas exchange and water relations of red oak and chestnut oak. Tree Physiology. 11:271-287.
- Kramer, P. J. and T. Kozlowski. 1979. Fisiologia das árvores. Lisboa: Fundacao Calouste Gulbenkian. 745 p.
- Lal, R., W. H. Blum, C. Valentine and B. A. Stewart. 1998. Methods for assessment of soil degradation. CRC Press. New York, U.S.A. 558 p.
- Lauer, M. J. and J. S. Boyer. 1992. Internal CO₂ measured directly in leaves: abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. Plant Physiology. 98:1310-1316.
- Lira, R. H. 1994. Fisiología vegetal. Ed. Trillas. México. 237 p.
- Long, S. P. and J. E. Hallgren. 1993. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. Pp. 129-165. *In*: D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhar-Nordekamp, R. C. Leegood y S. P. Long (eds.). Photosynthesis and production in a changing environment; a field and laboratory manual. Chapman & Hall.

- Luttge, U., M. Kluge y G. Bauer. 1988. *Botánica*. Ed. McGraw-Hill/Interamericana. Madrid, España. 573 p.
- Maathuis, F. J. M., A. M. Ichida, D. Sanders and J. I. Shroeder. 1997. Roles of higher plant K^+ channels. *Plant Physiology*. 114:1141-1149.
- McAuliffe, J. R. 1995. Landscape evolution, soil formation and Arizona's desert grasslands. Pp. 100-129. *In*: M. P. McClaran and T. R. Van Devender (eds.). *The desert grassland*. The University of Arizona Press. Tucson, AZ, U.S.A.
- McGinty, A. and L. D. White. 1994. Range condition: key to sustained ranch productivity. Texas Agricultural Extension Service. Texas, U.S.A. 6 p.
- McLeod, K. W. and M. K. Burke. 2004. Photosynthetic potential of laurel oak seedlings following canopy manipulation. Pp. 513-519. *In*: K. F. Connor (ed.). *Proceedings of the 12th Biennial Southern Silvicultural Research Conference*. Gen. Tech. Rep. SRS-71. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. 594 p.
- McPherson, H. G., A. E. Green, and P. L. Rollinson. 1983. The measurement, within seconds, of apparent photosynthetic rates using a portable instrument. *Photosynthetica*. 17:395-406.
- Mehaffey, M. H., D. S. Fisher, and J. C. Burns. 2005. Photosynthesis and nutritive value in leaves of three warm-season grasses before and after defoliation. *Agronomy Journal*. 97:755-759.
- Miller, E. 1981. *Fisiología vegetal*. Ed. UTEHA. México. 344 p.
- Miller, R. W. and R. L. Donahue. 1990. *Soils: An introduction to soils and plant growth*. Sixth Edition. Ed. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey, U.S.A. 768 p.
- Mohr, H. and P. Schopfer. 1995. *Plant physiology*. Ed. Springer. Alemania. 629 p.
- Monsen, S. B., R. Stevens and N. Shaw. 2004. Grasses. Pp. 295-424. *In*: S. B. Monsen, R. Stevens and N. L. Shaw (compilers). *Restoring western ranges and wildlands*. Vol. 2. General Technical Report RMRS-GTR-136. Fort Collins, CO. U.S. Department of Agriculture. Forest Service. Rocky Mountain Research Station.
- Moss, D. N. 1988. Photosynthesis, respiration, and photorespiration in higher plants. Ed. M. B. Tesar. U.S.A. 341 p.
- Mounisif, M., C. Wang, and R. E. Sosebee. 2002. Effect of top-soil drying on salcedar photosynthesis and stomatal conductance. *Journal of Range Management*. 55:88-93.

- Murchie, E. H., S. Hubbart, Y. Chen, S. Peng, and P. Horton. 2002. Acclimation of rice photosynthesis to irradiance under field conditions. *Plant Physiology*. 130:1999-2010.
- National Research Council. 1994. Rangeland health: New methods to classify, inventory, and monitor rangelands. National Academy Press. Washington D.C., U.S.A. 180 p.
- Nobel, P. S. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press. U.S.A. 635 p.
- Olien, W. C., and A. N. Lakso. 1986. Effect of rootstock on apple (*Malus domestica*) tree water relations. *Physiology Plantarum*. 67:421-430.
- Parra, R. A., A. E. Becerril y C. López. 2001. Transpiración, resistencia estomática y potenciales hídricos en manzano 'Golden Delicious' injertado sobre portainjertos clonales. *Terra*. 20:113-121.
- Pérez, F. y J. B. Martínez. 1994. Introducción a la fisiología vegetal. Ed. Mundi-Prensa. Madrid, España. 218 p.
- Rasmuson, K. E., and J. E. Anderson. 2002. Salinity effects development, growth, and photosynthesis in cheatgrass. *Journal of Range Management*. 55:80-87.
- Reynolds, J. F., R. A. Virginia, P. R. Kemp, A. G. D. Soyza and D. C. Tremel. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*. 69:69-106.
- Ribaski, J. 1999. Influencia del algarrobo *Prosopis juliflora* en la disponibilidad y calidad del forraje de pasto buffel *Cenchrus ciliaris* en la región semi-árida Brasileira. *En: Memorias del VI Seminario Internacional sobre Sistemas Agropecuarios Sostenibles*. Cali, Colombia.
- Ribaski, J., y E. de A. Menezes. 2002. Disponibilidad y calidad del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*) en un sistema silvopastoril con algarrobo (*Prosopis juliflora*) en la región semi-árida Brasileña. *Agroforestería en las Américas*. 9:8-13.
- Roberts, S. K. 1998. Regulation of K^+ in maize roots by water stress and abscisic acid. *Plant Physiology*. 116:145-153.
- Ruiz, L. P., C. J. Atkinson and T. A. Mansfield. 1993. Calcium in xylem and its influence on the behaviour of stomata. *Philosophical Transactions. The Royal Society. London. United Kingdom*. 341:67-74
- Ruiz, M., D. Nieto e I. Larios. 1977. Tratado elemental de Botánica. Ed. ECLALSA. México. 730 p.

- Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1992. Plant physiology. Wadsworth Publishing Company. Belmont, CA. U.S.A. 682 p.
- Shreve, F. and I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. Stanford, California, U.S.A. 608 p.
- Steel, R. G. D. and J. H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill, Book Co. New York. U.S.A.
- Stoddart, L. A., A. D. Smith and T. W. Box. 1975. Range management. Third Edition. McGraw-Hill, Book Co. New York, U.S.A. 532 p.
- Stubbendieck, J., S. L. Hatch, and C. H. Butterfield. 1997. North American range plants. University of Nebraska Press. Lincoln, Nebraska, U.S.A. 501 p.
- Universidad de Sonora. 1967. Vegetación del Estado de Sonora. En: UNISON ed. II Informe anual de investigación 1966-1967. Hermosillo, Sonora, México.
- Vallentine, J. F. 1971. Range development and improvements. Brigham Young University Press. Provo, Utah, U.S.A. 545 p.
- Vallentine, J. F. 1990. Grazing management. Academic Press Inc. San Diego, California, U.S.A. 533 p.
- Vickery, P. J. 1972. Grazing and net primary production of a temperate grassland. *Journal of Applied Ecology*. 9:307-314.
- Vincent, G. 2001. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology*. Cambridge University Press. 17:495-509.
- Vines, R. A. 1960. Trees, shrubs, and woody vines of the Southwest. Austin, TX. University of Texas Press. 1,104 p.
- Wagner, S. W., and D. C. Reicosky. 1992. Closed-chamber effects on leaf temperature, canopy photosynthesis, and evapotranspiration. *Agronomy Journal*. 84:731-738.
- Waldron, B. L., T. A. Monaco, K. B. Jensen, R. D. Harrison, A. J. Palazzo, and J. D. Kulbeth. 2005. Coexistence of native and introduced perennial grasses following simultaneous seeding. *Agronomy Journal*. 97:990-996.
- Wallace, L. L., S. J. McNaughton, and M. B. Coughenour. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. *Botanical Gazette*. 145:151-156.
- Wallace, L. L. 1990. Comparative photosynthetic responses of big bluestem to clipping versus grazing. *Journal of Range Management*. 43:58-61.

Young, J. A. 1999. Historical and evolutionary perspectives on grazing of western rangelands. Pp. 1-12. *In*: M. Vavra, W. A. Laycock and R. D. Pieper (editors). Ecological implications of livestock herbivory in the west. Society for Range Management.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, U.S.A.

Zelitch, I. 1982. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience*. 32:796-802.