

2002-A

091027194

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



**DINÁMICA DEL CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO
A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE CONDICIÓN
DE PASTIZAL EN EL NORESTE DE JALISCO**

**TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD DE
T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

P R E S E N T A:

EDUARDO MEDINA ROLDÁN

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JAL. OCTUBRE 2003



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

COORDINACIÓN DE CARRERA DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

COMITÉ DE TITULACIÓN

C. EDUARDO MEDINA ROLDÁN
PRESENTE.

Manifetamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS E INFORMES opción Tesis con el título "DINÁMICA DEL CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE CONDICIÓN DE PASTIZAL EN EL NORESTE DE JALISCO", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado/a como Director de dicho trabajo el/la PhD JOSÉ TULIO ARREDONDO MORENO y como Asesor el/la M.C. ALEJANDRO MUÑOZ URIAS.

ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"
"2002, Año Constançio Hernández Alvirde"
Las Agujas, Zapopan, Jal., 15 de octubre del 2002

DRA. MÓNICA ELIZABETH RIQUELAS LÓPEZ
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN
COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA



Leticia Hernández López
M.C. LETICIA HERNÁNDEZ LÓPEZ
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

c.c.p. PhD JOSÉ TULIO ARREDONDO MORENO. Director del Trabajo.
c.c.p. M.C. ALEJANDRO MUÑOZ URIAS.- Asesor del Trabajo
c.c.p. Expediente del alumno

MERL/LHL/mam

C. DRA. MONICA ELIZABETH RIOJAS LOPEZ
PRESIDENTE DEL COMITE DE TITULACION DE LA
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES DE LA
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E.

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el (la) pasante: EDUARDO MEDINA ROLDAN con el título : DINAMICA DEL CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE CONDICION DE PASTIZAL EN EL NORESTE DE JALISCO, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos. Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Las Agujas, Zapopan, Jal., a 20 de octubre de 2003.

EL DIRECTOR DE TESIS

Ph.D. JOSE TULIO ARREDONDO MORENO
NOMBRE Y FIRMA



EL ASESOR

Alejandro Muñoz Uñas
M.C. ALEJANDRO MUÑOZ
NOMBRE Y FIRMA

SINODALES

- 1.- Ing. SERGIO H. CONTRERAS RODRIGUEZ
NOMBRE COMPLETO
- 2.- Ing. PATRICIA ZARAZUA VILLASEÑOR
NOMBRE COMPLETO
- 3.- M.C. MARTIN HUERTA MARTINEZ
NOMBRE COMPLETO
- 4.- Ing. JORGE PEDRO TOPETE ANGEL
SUPLENTE NOMBRE COMPLETO

COORDINACIÓN DE LA C...
LICENCIADO EN BIODI...

[Signature]
FIRMA

[Signature]
FIRMA

[Signature] 29/09/03
FIRMA

Dinámica del Contenido de humedad del Suelo a lo largo de un Gradiente de
Condición de Pastizal en el Noreste de Jalisco

Autor: Eduardo Medina Roldán

Director: Ph. D. José Tulio Arredondo Moreno¹

Asesor: M.C. Alejandro Muñoz Urias²

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, División de
Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara

¹ Departamento de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.

² Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara.

II. AGRADECIMIENTOS

Solo cuando la violencia de la confusión ha cesado y el polvo dejado por la turbulencia se asienta, uno puede mirar hacia atrás y encontrarse en posición de ponderar los bienes que ha recibido. Todas las contribuciones que ayudaron en la realización de este trabajo las considero importantes y generosas. No obstante, si en este ejercicio de dar gracias omitiera la participación de alguien, por muy humilde que esta haya sido, no me motiva tanto la arrogancia como la debilidad de mi memoria.

En primer lugar, doy gracias a Dios. Cualquier cosa que eso signifique, es más que nada.

Al Dr. Tulio Arredondo, más que un director de tesis, participó como un amigo. Reconozco que su labor en la realización del trabajo rayó en lo que algunos llaman "más allá del deber".

Al Dr. Edmundo García Moya titular del proyecto, gracias Dr. por su paciencia. Al M.C. Alejandro Muñoz Urias por su desinteresada ayuda y amistad y consejo. A los sinodales M. C. Martín Huerta Martínez, Ing. Sergio H. Contreras, Ing. Patricia Zarazua Villaseñor, e Ing. Jorge Pedro Topete Ángel, por las observaciones que enriquecieron el trabajo.

A toda la gente del Campo Experimental Vaquerías y especialmente al M.C. Miguel Luna Luna. Sin la participación de estas personas el trabajo no hubiera podido concluirse.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología mediante el proyecto 25667-B y al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica por la subvención del trabajo realizado.

Al M.C. Pablo Montañez Castro por su generosa ayuda para el análisis de suelos. Al Dr. Daniel Milchunas de la Universidad Estatal de Colorado por los artículos que tuvo a bien facilitarme para la discusión.

Al Ing. Raymundo Ramírez Delgadillo, M.C. Mollie Harker de Rodríguez, M.C. Noemí Jiménez del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara, así como a José García del Instituto de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí por su ayuda para la determinación de las especies vegetales.

A mis compañeros y amigos de la división de ciencias biológicas y ambientales por su apoyo y amistad.

III. DEDICATORIA

A mi madre por compartirme su coraje y el demonio de la curiosidad.

A Gabriela, por su entrega y paciencia.

IV. RESUMEN

La condición de pastizal es un concepto clave en el manejo de agostaderos. Este concepto provee un marco conceptual para evaluar los cambios en estos ecosistemas sujetos a apacentamiento y determinar las prácticas de manejo asociadas con dichos cambios. De manera práctica, la condición de pastizal es derivada de índices basados en la vegetación, principalmente composición florística. Por otra parte, el papel de la vegetación sobre los procesos del ecosistema como el ciclaje de nutrientes ha llegado a ser obvio desde hace tiempo. Así, los cambios en la vegetación representados en la condición de pastizal podrían estar asociados con cambios en los procesos del ecosistema. El presente trabajo examina la relación entre condición de pastizal con el contenido y la dinámica de humedad del suelo en un pastizal semiárido dominado por *Bouteloua gracilis* localizado en la subprovincia geográfica de Los llanos de Ojuelos, Jalisco, México. Para este estudio se establecieron los siguientes cuestionamientos: ¿el contenido de humedad del suelo y su dinámica varían con la condición de pastizal?, y si así ocurre, ¿estas variaciones en el contenido de humedad del suelo y su dinámica están relacionadas con propiedades físicas del suelo y/o con atributos de la vegetación reflejados en la condición de pastizal? Estas cuestiones fueron investigadas mediante un estudio de campo donde se midió el contenido volumétrico de humedad a lo largo de un gradiente en la condición de pastizal. El contenido de humedad edáfica se determinó durante un período de 14 meses en cuatro sitios que exhibían diferencias marcadas en condición de pastizal. Se observó que el contenido de humedad del suelo de la clase en condición excelente difirió significativamente de los otros sitios ($P <$

0.01), pero el contenido de humedad en las clases pobre, regular y buena fue similar ($P > 0.50$). A pesar de la carencia de significancia estadística, existió un gradiente de humedad asociado inversamente con el gradiente en condición de pastizal. De esta manera, el contenido de humedad en la clase en condición excelente fue 8 por ciento menor con respecto al de la clase pobre. Por su parte, la dinámica en el contenido de humedad definida como la tasa de cambio en el contenido de humedad no varió entre ninguna de las clases de condición de pastizal ($P > 0.35$). No obstante, existieron evidencias de que las clases de condición de pastizal difirieron en sus patrones de recarga y extracción de humedad. Los resultados sugieren que estas diferencias observadas en el contenido de humedad entre clases de condición de pastizal se debieron principalmente a características funcionales de la especie clave *Bouteloua gracilis*. Tales características estuvieron reflejadas en una mayor cobertura aérea y biomasa radical de la clase excelente en relación con las otras clases de condición de pastizal. El conocimiento tradicional predice incrementos en el contenido de humedad con incrementos en la condición de pastizal. Sin embargo, en este trabajo se muestra que la asociación entre condición de pastizal y contenido de humedad es negativa. Aunque el concepto de condición de pastizal es útil para cuantificar y describir perturbaciones operadas por actividades humanas en los agostaderos, se deben tomar en cuenta otros procesos del ecosistema para tener una imagen más clara del papel de los disturbios sobre estos hábitats.

Palabras clave: condición de pastizal, contenido de humedad del suelo, dinámica de humedad del suelo, pastizal mediano abierto, *Bouteloua gracilis*.

ABSTRACT

Range condition is a key concept in range management. This concept provides a conceptual framework to evaluate grazing-induced-changes on rangeland

ecosystems as well as to determine management practices to face these changes. In practice, range condition is determined from vegetation-based indices such as species composition. The role of vegetation on ecosystem function has been more recognized during the last years. Thus, vegetation changes reflected in range condition might be correlated with ecosystem function. I examined the relationship between range condition with soil moisture content and soil moisture dynamic in *Bouteloua gracilis* semiarid grassland at the geographic subprovince Los Llanos de Ojuelos, Jalisco, Mexico. I was interested in two basic questions: 1) does soil water content vary throughout a range condition gradient?, and 2) is soil water content variation related to biotic attributes or abiotic attributes which are reflected in the range condition gradient? A field study was conducted in order to resolve these questions. I examined the soil water content and soil water dynamic along a range condition gradient. Soil water content measurements were made during 14 months at four locations which supported contrasting range condition classes. I found that range condition had a significant effect on soil water content ($P < 0.01$). Excellent condition class was less humid than the other range condition classes ($P < 0.01$). The soil water content did not vary in the remaining classes (poor, regular and good, $P > 0.50$). Despite this lack of statistical significance, I found a soil water content gradient negatively associated with the range condition gradient. The soil moisture content in the excellent class was 8 percent smaller than the soil moisture content in the poor class ($P < 0.01$). On the other hand, soil water content dynamic defined as the rate of change in soil water content was similar among all range condition classes ($P > 0.35$). Despite this result, I have evidence that the range condition classes differed in their moisture recharge and extraction patterns. Although I could not evaluate the separated effects of floristic composition and vegetal cover, the results suggest that the soil moisture content differences among range condition classes are due to *Bouteloua gracilis* functional features. This functional features associated with the key species *B.*

gracilis were manifested in greater aerial cover and belowground biomass at the excellent class with respect to the other range condition classes. The traditional wisdom predicts an increase of "good" soil properties like the humidity as the range condition rises. However, I found that the association between range condition and soil water content was negative. Thus, although the range condition concept is useful to quantify and to describe human-induced changes on rangelands, other ecosystem processes should be considered to have one more complete image of these disturbances.

CONTENIDO

II. AGRADECIMIENTOS	iii
III. DEDICATORIA	v
IV. RESUMEN.....	vi
CONTENIDO	x
1. INTRODUCCIÓN	13
2. ANTECEDENTES.....	14
2.1. CONDICIÓN DE PASTIZAL	14
2.2. CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO.....	22
2.3. RELACIONES ENTRE LA CONDICIÓN DE PASTIZAL Y EL CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO	24
2.4. BOUTELOUA GRACILIS	28
3. JUSTIFICACIÓN	30
4. OBJETIVOS.....	31
4.1. GENERAL	31
4.2. ESPECÍFICOS	31
6. MATERIAL Y MÉTODOS	33
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	33
6.2. DISEÑO EXPERIMENTAL	36
6.3. RECOLECCIÓN DE DATOS	38
6.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	43
7. RESULTADOS	45
7.1. CONDICIÓN DE PASTIZAL, ATRIBUTOS DE LA VEGETACIÓN Y PROPIEDADES EDÁFICAS	45

7.2. CONTENIDO Y DINÁMICA DE HUMEDAD	53
8. DISCUSIÓN.....	61
8.1. ESTIMACIÓN DE LA CONDICIÓN DE PASTIZAL	61
8.2. CONTENIDO Y DINÁMICA DE LA HUMEDAD DEL SUELO	64
9. CONCLUSIONES	68
10. LITERATURA CITADA.....	69
11. APÉNDICES.....	84

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1. LIMITACIONES PRÁCTICAS ASOCIADAS CON EL CONCEPTO TRADICIONAL DE CONDICIÓN DE PASTIZAL	20
CUADRO 2. COBERTURA RELATIVA POR ESPECIE DE LOS CUATRO SITIOS ELEGIDOS PARA REPRESENTAR EL GRADIENTE EN CONDICIÓN DE PASTIZAL..	37
CUADRO 3. VALORES DE LA CONDICIÓN DE PASTIZAL PARA LOS SITIOS ELEGIDOS EN EL ESTUDIO.....	38
CUADRO 4. FECHAS MUESTRALES PARA CARACTERIZAR EL CONTENIDO Y DINÁMICA DE HUMEDAD.	39
CUADRO 5. VALOR DE LOS ÍNDICES UTILIZADOS PARA ESTIMAR LA CONDICIÓN DE PASTIZAL. ASÍ COMO LA CLASE DE CONDICIÓN DE PASTIZAL CORRESPONDIENTE A CADA SITIO.	48
CUADRO 6. RESULTADOS PRINCIPALES DE LOS ANÁLISIS DE VARIANZA EFECTUADOS PARA PRUEBAS QUE INCLUYEN HUMEDAD.	56
CUADRO 7. COEFICIENTES DE CORRELACIÓN PARCIALES DE SPEARMAN, ENTRE EL CONTENIDO DE HUMEDAD EDÁFICA Y LAS VARIABLES BIÓTICAS Y EDÁFICAS REGISTRADAS A LO LARGO DEL GRADIENTE EN CONDICIÓN DE PASTIZAL.. ..	60

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG. 1. ESQUEMA GENERAL DEL MODELO DE SUCESIÓN EN PASTIZALES.	16
--	----

FIG. 2. RELACIÓN ESQUEMÁTICA ENTRE EL COEFICIENTE DE AGOSTADERO Y LA CONDICIÓN DE PASTIZAL. BAJO EL CONCEPTO TRADICIONAL DE SUCESIÓN EN PASTIZALES. _____	17
FIG. 3. REPRESENTACIÓN ESQUEMÁTICA DE LA RESPUESTA AL APACENTAMIENTO DE LA COBERTURA RELATIVA DE LOS TRES GRUPOS ECOLÓGICOS DE PLANTAS DEL AGOSTADERO, ASÍ COMO DE LA DETERMINACIÓN DE LA CONDICIÓN DE PASTIZAL. CON BASE EN ESTA RESPUESTA. _____	18
FIG. 4. CAMBIOS EN ATRIBUTOS O PRODUCTOS DEL ECOSISTEMA EN FUNCIÓN DEL ESTADO SERAL PARA UN SITIO DE PASTIZAL DEL SUR DE NUEVO MÉXICO. _____	21
FIG. 5. ÁREA DE ESTUDIO (LA SUPERFICIE EN EL RECUADRO NO SE ENCUENTRA A ESCALA). _____	35
FIG. 6. COBERTURA RELATIVA POR ESPECIE Y BIOMASA RELATIVA POR ESPECIE PARA CADA CLASE DE CONDICIÓN DE PASTIZAL. _____	46
FIG. 7. COMPORTAMIENTO ECOLÓGICO DE LAS ESPECIES A LO LARGO DEL GRADIENTE EN CONDICIÓN DE PASTIZAL. _____	47
FIG. 8. RESULTADOS DE LOS ANÁLISIS DE VARIANZA PARA LOS ATRIBUTOS DE LA VEGETACIÓN A LO LARGO DEL GRADIENTE EN CONDICIÓN DE PASTIZAL. _____	50
FIG. 9. RELACIÓN ENTRE LA COBERTURA RELATIVA DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PLANTAS DE AGOSTADERO Y LA SUPERFICIE DE SUELO DESNUDO. _____	51
FIG. 10. PROPIEDADES EDÁFICAS REGISTRADAS A LO LARGO DEL GRADIENTE EN CONDICIÓN DE PASTIZAL. _____	52
FIG. 11. RELACIÓN FUNCIONAL ENTRE EL CONTENIDO DE HUMEDAD GRAVIMÉTRICA Y VOLUMÉTRICA. _____	53
FIG. 12. EFECTOS PRINCIPALES. _____	55
FIG. 13. VARIACIÓN EN EL CONTENIDO DE HUMEDAD VOLUMÉTRICA EN CADA CLASE DE CONDICIÓN DE PASTIZAL. EN DIFERENTES FECHAS DE MUESTREO. _____	57
FIG. 14. PRECIPITACIÓN DIARIA A LO LARGO DEL ESTUDIO. _____	57
FIG. 15. DINÁMICA DEL CONTENIDO DE HUMEDAD VOLUMÉTRICA DE LAS CUATRO CLASES DE CONDICIÓN DE PASTIZAL. A LO LARGO DEL ESTUDIO (ANÁLISIS GENERAL). _____	58
FIG. 16. DINÁMICA DEL CONTENIDO DE HUMEDAD VOLUMÉTRICA DE LAS CUATRO CLASES DE CONDICIÓN DE PASTIZAL. A DOS PROFUNDIDADES A LO LARGO DEL ESTUDIO. _____	59

1. INTRODUCCIÓN

“México es verdaderamente un país de pastizales” (Buller *et al.*, 1960). La superficie de estos ecosistemas en nuestro país se calcula en 92×10^6 Ha (Rubio *et al.*, 1996). Sin embargo, la situación actual de estos ecosistemas es alarmante debido principalmente a los efectos del sobrepastoreo y de las oscilaciones climáticas (Soltero-Gardea y Negrete-Ramos, 1997; Mollinar *et al.*, 1998). Condición de pastizal es un concepto que indica de manera práctica el grado de alteración de estos ecosistemas inducida por estos disturbios (Dyksterhuis, 1949; Wilson y Tupper, 1982; Pieper y Beck, 1990; Westoby *et al.*, 1989). La estimación de la condición de pastizal está basada en la proporción actual de plantas del agostadero con respecto a una proporción de estas plantas en un estado climáxico en el cual el proceso sucesional culmina (Dyksterhuis, 1949). Por otro lado, existen evidencias que la heterogeneidad en la distribución de recursos es inducida por la propia vegetación (García-Moya and McKell, 1970; Jackson y Caldwell, 1993; Schlesinger *et al.*, 1996). De esta manera, los procesos del ecosistema pueden estar también relacionados con la condición de pastizal. De resultar esta sugerencia acertada, el concepto de condición de pastizal puede resultar una herramienta importante para identificar aspectos funcionales de los agostaderos.

2. ANTECEDENTES

2.1. *condición de pastizal*

Condición de pastizal (denominado de aquí en adelante como *CP*) es un concepto clave en el manejo de agostaderos (los agostaderos son tierras que debido a sus limitaciones físicas, precipitación escasa y errática, topografía áspera, drenaje deficiente o bajas temperaturas son inapropiadas como tierras de cultivo, pero constituyen fuentes de forraje para animales domésticos y nativos, así como fuentes de productos maderables, de agua y de vida silvestre*, Stoddart *et al.*, 1975). Planteado en un principio como un indicador para evaluar los efectos del apacentamiento sobre la "salud" de los pastizales (Winslow y Sowell, 2000), con el tiempo su relación con características tales como cambios en biomasa aérea (Humprey, 1949; Goebel y Cook, 1960; Bjugstad y Whitman, 1970), comportamiento animal (McCorkle y Heerwagen 1951; Powell *et al.*, 1982), calidad de hábitat (Demarchi, 1973; Goebel y Cook, 1960; Bryant *et al.*, 1980; Powell *et al.*, 1982; Beeskow *et al.*, 1995; Rosati y Bucher, 1995), biodiversidad de ciertos taxa (Kaiser *et al.*, 1979; Smolik y Lewis, 1982; Smith *et al.*, 1996; Bai *et al.*, 2001) ha llegado a ser evidente. Sin embargo, a pesar de su importancia en el manejo de los agostaderos, no existe definición adecuada del término, ni aún se han precisado los atributos para su estimación práctica (Wilson y Tupper, 1982; Pieper y Beck, 1990; Friedel, 1991; Scarnecchia, 1995; Task Group, 1995a). Por esta razón, factores tan diversos como producción forrajera (Humprey, 1949), composición florística (Dyksterhuis, 1949; Parker, 1954), vigor de las especies

* Los agostaderos incluyen ecosistemas como pastizales y matorrales.

claves (Hanson, 1951; Parker, 1954; Short y Woolfolk, 1956; Goebel y Cook, 1960; Bjugstad y Whitman, 1970), estabilidad física del suelo (Hanson, 1951; Parker, 1954; Klemmedson, 1956), así como otro gran número de atributos (Costello, 1956; Wilson y Tupper, 1982) se han propuesto, individual o colectivamente, para hacer operacional el concepto.

Probablemente la connotación más popular del concepto sea aquella relacionada con sucesión secundaria, tal como lo propuso Dyksterhuis (1949). Dyksterhuis desarrolló un sistema de evaluación de CP sustentado en ecología cuantitativa. Este sistema se basa en la respuesta de las especies vegetales de los pastizales sujetos a apacentamiento. Tal respuesta permite clasificar a las especies dentro de cuatro categorías ecológicas. La primera categoría constituye el grupo de las especies decrecientes. Tales especies se caracterizan por disminuir su cobertura relativa bajo un incremento en apacentamiento, el cual puede incluso eliminarlas de la comunidad. Las especies de los restantes dos grupos, crecientes e invasoras, se distinguen por aumentos de su cobertura relativa. Sin embargo, las primeras tienden a disminuir si el apacentamiento se mantiene, mientras las invasoras son especies de estados serales iniciales, raramente observadas en la comunidad clímax.

Este sistema para evaluar la CP denominado "tradicional" o "de clímax cuantitativo" está relacionado directamente con el modelo sucesional clementsiano (Clements, 1916; aunque ver Meeke y Merkel, 1984). El modelo propone que los estados serales que comprenden las distintas etapas sucesionales de las comunidades vegetales forman parte de un continuum, con uno de sus extremos representado por el clímax (Huschle y Hironaka, 1980; Westoby *et al.*, 1989; Holochek *et al.*, 1995). La supresión de apacentamiento, el apacentamiento moderado y años de precipitación por arriba del promedio anual "dirigen" a la vegetación hacia el clímax. Por el contrario, el sobrepastoreo y años de precipitación escasa producen el efecto opuesto (Westoby *et al.*, 1989) (Fig. 1). De esta forma, la CP es simplemente el término técnico para representar

la situación de la vegetación en un momento dado en relación a este continuum (Westoby *et al.*, 1989). El modelo supone, además, que el proceso sucesional es predecible, en sentido opuesto al generado por el disturbio, con un patrón inalterado para un tipo de hábitat dado (Westoby *et al.*, 1989; Laycock, 1991; Task Group, 1995a, Holochek *et al.*, 1998) y que existe una intensidad de apacentamiento y/o precipitación en la que se establece un equilibrio con la tendencia sucesional (Dyksterhuis, 1958; Westoby *et al.*, 1989; Friedel, 1991) (Fig. 2).

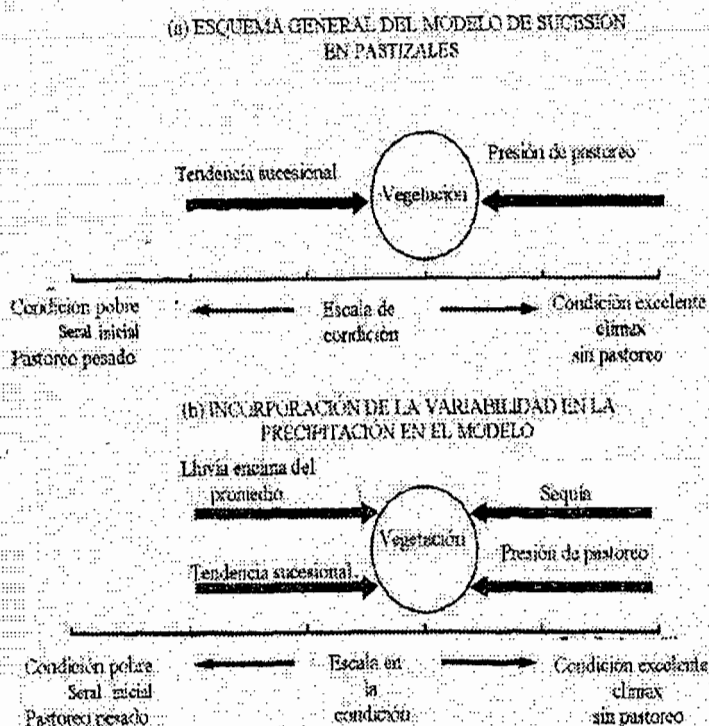


Fig. 1. (a) Esquema general del modelo de sucesión en pastizales. (b) Incorporación de la variabilidad de la precipitación en el modelo (Modificada de Westoby *et al.*, 1989).

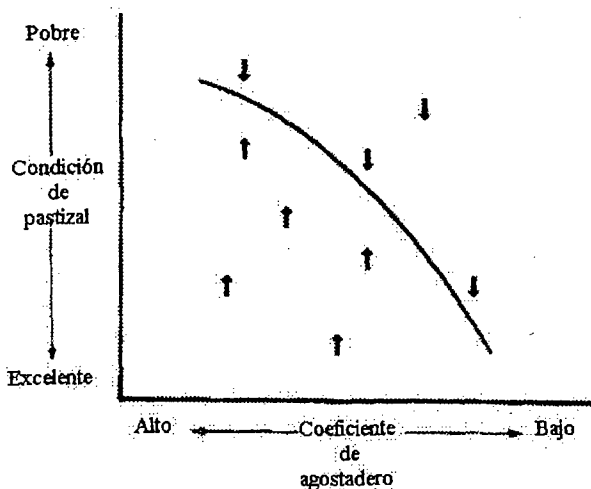


Fig. 2. Relación esquemática entre el coeficiente de agostadero (número de unidades animales apacentándose en cierta unidad de superficie para un período de tiempo dado, a su vez, una unidad animal es definida como una vaca adulta de 450 kg o su equivalente basado sobre un consumo de forraje diario de 12 kg (Scarnecchia y Kothmann, 1982)) y la CP bajo el concepto tradicional de sucesión en pastizales (Modificada de Westoby *et al.*, 1989).

Con base en estos argumentos, Dyksterhuis (1949) determinó cuatro clases de CP en función de la cobertura relativa que presentan las especies decrecientes y crecientes en una comunidad. Estas clases de condición son: excelente, buena, regular y pobre, con una cobertura de las especies ya citadas de 100-75, 74-50, 49-25 y 24-0 % para cada clase de condición respectivamente (Fig. 3).

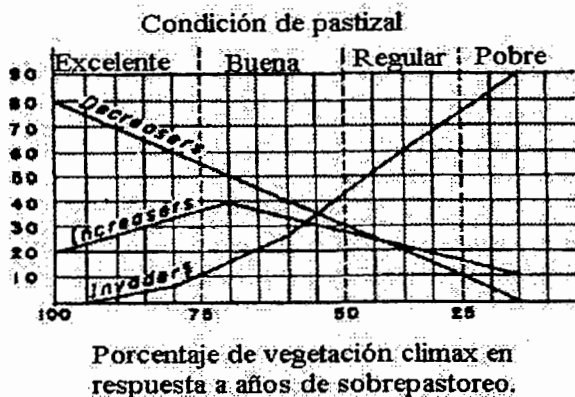


Fig. 3. Representación esquemática de la respuesta al apacentamiento de la cobertura relativa de los tres grupos ecológicos de plantas del agostadero, así como de la determinación de la CP con base en esta respuesta. Decreaser = decreciente, increaser = creciente, invader = invasora (Modificada de Dyksterhuis 1949).

El paradigma clementsiano se encuentra entre los más influyentes en la ciencia del manejo de pastizal (Laycock, 1991; Joyce, 1993; Holochek *et al.*, 1998). Sin embargo, la falta de correspondencia entre las observaciones empíricas y las implicaciones lógicas del modelo han contribuido a acrecentar las críticas sobre las bases del sistema (Pieper y Beck, 1990; Friedel, 1991; Laycock, 1991; Scarnecchia, 1995; Task Group, 1995a; 1995b). Por ejemplo, se ha establecido que el proceso sucesional en los pastizales no es tan determinístico como se planteó en un principio. Así, se ha observado que la supresión del apacentamiento no está acoplada invariablemente con el regreso a condiciones "prístinas" (Westoby *et al.*, 1989; Task Group, 1995a). Incluso, se han enfatizado varias limitaciones prácticas presentes en el modelo tradicional (Cuadro 1).

No obstante, los autores parecen coincidir en que el valor del concepto de CP consiste en expresar cambio en el *status* de algún atributo del ecosistema con respecto a su potencial. A este tenor, los cambios en los aspectos de la vegetación (cobertura, biomasa, frecuencia, densidad) constituyen el primer síntoma de degradación del pastizal, y pueden, en última instancia, asociarse

con cambios en otros atributos del ecosistema, tales como estabilidad física del suelo (Fig. 4) (Wilson y Tupper, 1982). Así, la evaluación del componente florístico juega un papel imprescindible dentro de los objetivos de manejo, adoptado incluso entre los detractores del análisis tradicional (ver Task Group, 1995a; 1995b). Aunque los cambios en la vegetación no constituyen necesariamente el único fenómeno de interés durante las decisiones de manejo en los agostaderos, el concepto de *CP* debe permanecer lo más cercano posible a los preceptos ecológicos, pues éstos proporcionan un marco de referencia del que carecen otros enfoques como el de potencial de sitio de Humprey (1949) (Costello, 1956; Wilson y Tupper, 1982; Pieper y Beck, 1990; pero cf. Scarnecchia, 1995). De esta manera, bajo ciertas reservas, el concepto de clímax continúa siendo la base principal para evaluar cambios florísticos desde un punto de vista general (Holoček *et al.*, 1998).

En este punto, parece claro que el concepto de *CP* es complejo e involucra un gran número de factores y atributos (Costello, 1956; Wilson y Tupper, 1982), pero su valor práctico y heurístico (manejo de pastizales e investigación ecológica) lo constituyen como un concepto útil (Arredondo *com. per.*).

Cuadro 1. Limitaciones prácticas asociadas con el concepto tradicional de CP.

Limitación	Autor
Puesto que los productos y atributos del ecosistema varían de acuerdo con el estado seral (Fig. 4), las categorías de CP carecen de significado a menos que sean referenciadas explícitamente con objetivos de manejo.	Smith (1979) citado por Wilson y Tupper (1982). Pieper y Beck (1990). Task Group (1995a). Task Group (1995b).
La composición florística del clímax es difícil de estimar, y debe ser construida teóricamente en la mayoría de los casos.	Smith (1979) citado por Wilson y Tupper (1982) Winslow y Sowell (2000).
El método no contempla la inclusión de especies exóticas.	Smith (1979) citado por Wilson y Tupper (1982) Willoughby y Alexander (2000)
Las medidas del cambio florístico (biomasa, cobertura, densidad, frecuencia) no siempre reflejan de manera conveniente las alteraciones ocurridas en la estabilidad del suelo, aunque éste es el recurso más importante de los pastizales.	Smith (1979) citado por Wilson y Tupper (1982).Task Group (1995b)
El uso de sitios relictos que representan el clímax (e.g. exclusiones de apacentamiento) es poco confiable. La frecuencia natural de estos sitios es demasiado baja.	Friedel (1991).
Se carece de una base sólida para separar diferencias entre estados serales de diferencias entre tipos de hábitat o sitios de pastizal.	Huschle y Hironaka (1980) Pamo <i>et al.</i> , (1991). Winslow y Sowell (2000)
Cambios en la vegetación pueden ocurrir por disturbios diferentes al apacentamiento. Estos cambios no están contemplados adecuadamente en el modelo tradicional.	Task Group (1995a).
El modelo se aleja de la realidad. No contempla situaciones naturales complejas que generan conflictos de manejo.	Willoughby y Alexander (2000)
La evaluación es demasiado sensible a variables ambientales, especialmente precipitación pluvial, y más bien insensible a prácticas de manejo.	Coronado-Quintana y McClaran (2001).
El método es poco apropiado para tipos de vegetación diferentes a los pastizales.	Holochek <i>et al.</i> , (1995)
La estimación está sujeta a prejuicios por parte del evaluador.	Winslow y Sowell (2000).

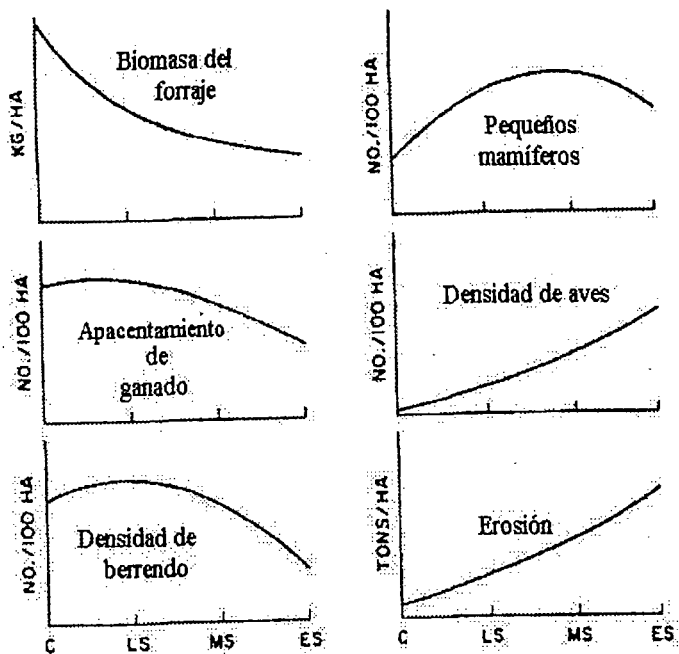


Fig. 4. Cambios en atributos o productos del ecosistema en función del estado seral para un sitio de pastizal del sur de Nuevo México. Nótese que estos estados serales coinciden más o menos con las clases de CP establecidas en el sistema tradicional. C = climax, LS = seral tardío, MS = seral medio, ES = seral inicial. Berrendo = *Antilocapra americana* (Modificada de Pieper y Beck 1990).

2.2. contenido de humedad del suelo

El término contenido de humedad del suelo se utiliza para representar la fase líquida del suelo, la cual es una solución de agua conteniendo gases, sustancias orgánicas y sales disueltas (Or y Wraith, 2000). Esta es una propiedad que presenta gran variabilidad espacio-temporal y es altamente dinámica (Topp, 1993; Or y Wraith, 2000). Tal dinámica es el reflejo de las interacciones bióticas y abióticas de un ecosistema (Lee, 1983). Poulton y Tisdale (1961) proponen, por ejemplo, que existen patrones característicos de humedad edáfica representativos para cada tipo de hábitat. A su vez, Sala *et al.*, (1992) señalan que la evaluación del régimen de precipitación es importante para clasificar sitios ecológicos. Tal evaluación debe involucrar la estimación de la cantidad de agua recibida y su subsecuente almacenamiento y pérdida. La caracterización de estos patrones se lleva a cabo con la ecuación del balance hídrico del suelo, basada en el principio de conservación de la masa. Esta ecuación es una simple relación de la suma algebraica entre entradas y salidas de agua al sistema durante un cierto intervalo de tiempo y en una unidad de área de la superficie del suelo (Hillel y Rawitz, 1972; Lee, 1983; Or y Wraith, 2000). Para calcular el balance, es necesario especificar un volumen de suelo de significancia ecológica, generalmente el volumen radical (Hillel y Rawitz, 1972). Así, el balance es descrito como:

$$P - [R + D + (ET)] = \Delta W$$

Ecuación 1

donde P = precipitación, ET = evapotranspiración, D = drenaje o percolación profunda, R = escurrimiento superficial, y ΔW es cambio en el agua almacenada en el perfil del suelo (Hillel y Rawitz, 1972; Lee 1983; Or y Wraith, 2000). W es definido como la profundidad equivalente de agua (De) almacenada en el perfil

bajo consideración, y ΔW puede ser estimado como $W_{\text{inicial}} - W_{\text{final}}$ (Or y Wraith, 2000).

En un estudio de simulación con datos de precipitación y temperatura diarias de 33 años, Sala *et al.*, (1992) consignaron los resultados del régimen hídrico en un pastizal semiárido. Según estos autores cada profundidad de suelo presentó un patrón distinto de disponibilidad de agua dependiendo de la intensidad de la recarga y la extracción de humedad. En general, las capas más superficiales presentaron la mayor variabilidad en humedad. En contraste, las capas intermedias de humedad reflejaron el patrón estacional y presentaron mayor probabilidad de presentar humedad a lo largo del año. Las profundidades mayores a 45 cm permanecieron húmedas muy poco tiempo. Sala *et al.*, (1992) interpretaron esta distribución del agua preferentemente en profundidades intermedias como resultado de mayor frecuencia de eventos de lluvia pequeños, período de humedad sincronizado con la estación cálida (lo cual limita la posibilidad de recarga), y una tasa de evapotranspiración potencial mayor a la de precipitación. Aunque tales conclusiones pueden restringirse a estudios en que estas variables son estimadas mediante datos climáticos, el trabajo proporciona una visión general de la dinámica de humedad edáfica en regiones similares a la del presente estudio.

2.3. relaciones entre la condición de pastizal y el contenido de humedad del suelo

La cantidad y distribución espacial de los recursos edáficos es afectada por numerosos factores que operan a diferentes escalas (Stark, 1994). El clima, los rasgos topográficos, así como las características físicas del suelo explican parte de la variabilidad en la cantidad y distribución de estos recursos, principalmente en escalas regionales a locales (Taylor, 1960; Rauzi y SIMCA, 1963; Hulett *et al.*, 1969; McGinty *et al.*, 1979; Abdel-Magid *et al.*, 1987; Dyer y Rice, 1999; Salve y Allen-Díaz, 2001). Otra fuente importante de variabilidad en la distribución de recursos a escalas espaciales finas resulta del efecto de la vegetación en la redistribución de recursos al nivel de plantas individuales (García-Moya y McKell, 1970; Jackson y Caldwell, 1993; Schlesinger *et al.*, 1996). En particular, la variabilidad del contenido de agua edáfica se encuentra asociada principalmente con aquellas propiedades edáficas que influyen en la capacidad de retención de humedad, tasa de infiltración, y grado de compactación de los suelos, i.e., textura del suelo, contenido de materia orgánica, densidad aparente (Topp, 1993; Thien y Gravel, 1997), así como por los patrones de distribución de la vegetación.

El punto de vista tradicional en el manejo de pastizales ha asociado estrechamente la CP buena o excelente con las propiedades edáficas implicadas en las relaciones hídricas planta-suelo consideradas intrínsecamente "buenas", tales como mayor capacidad de retención de humedad (Klemmedson, 1956), mayor infiltración (Leithead, 1959; Dee *et al.*, 1966) y estabilidad general de los suelos (Klemmedson, 1956). De hecho, la estabilidad del suelo ha sido frecuentemente invocada como propiedad clave de una evaluación de CP (Hanson, 1951; Parker, 1954; Klemmedson, 1956; Wilson y Tupper, 1982; Task Group, 1995a).

Con respecto al apacentamiento, éste ha sido asociado con cambios en procesos que determinan el balance hídrico del suelo mediante la alteración de atributos de la vegetación y propiedades edáficas. La intensidad de apacentamiento ha sido correlacionada negativamente con la infiltración expresada en la reducción de la cantidad de material vegetal (biomasa o cobertura) (Rauzi y Kuhlman, 1961; Rauzi y Smika, 1963; Hanson *et al.*, 1970; Rauzi y Hanson, 1966; Rauzi y Smith, 1973; Thurow *et al.*, 1986; Pluhar *et al.*, 1987), compactación del suelo vía pisoteo (Rhoades *et al.*, 1964; Meewig, 1965; Rauzi y Hanson, 1966; McGinty, 1979; Van Haveren, 1983; Warren *et al.*, 1986a, 1986b, Russell *et al.*, 2001), o una interacción entre ambas (Meewig, 1965; Meewig, 1970; McGinty *et al.*, 1979). Se ha mencionado que la cantidad de materia vegetal (principalmente cobertura aérea) protege al suelo del impacto de las gotas de lluvia, mejora la infiltración (Biswell, 1969; Troeh *et al.*, 1980; Buol, 1995), y disminuye la radiación solar incidente, creando características microambientales que reducen la temperatura y en consecuencia la transpiración (Millar, 1983). Sin embargo, una mayor cobertura vegetal también representa mayor capacidad de extracción de agua del suelo (McKell, 1959; Aase y Wight, 1970; Cable, 1980; Svejcar y Christiansen, 1987; Dodd *et al.*, 1998; Golluscio *et al.*, 1998), aunque también se ha reportado que ésta no tiene efecto sobre la disponibilidad de humedad (Eck *et al.*, 1975).

Así mismo, bajo condiciones de apacentamiento intenso se ha observado reducción de la biomasa radical (Weaver, 1950; Blydenstein, 1966; Lorenz y Rogler, 1967; Reed y Dwyer, 1971; Thornton y Millard, 1996), mayor abundancia relativa de raíces a menor profundidad (Smoliak *et al.*, 1972; Chaieb *et al.*, 1995) y cambios en la arquitectura y la morfología del sistema radical (Arredondo y Jonson, 1998). Estas respuestas pueden definir el destino de la competencia interespecifica a través de una disminución en el consumo de nutrientes y agua (Engel *et al.*, 1998). Estudios de apacentamiento simulado en *B. gracilis* (la especie clave del pastizal semiárido) consignan que las plantas sujetas a tratamientos de corte mostraron menor biomasa radical (reducción de hasta

253%) con respecto al control (Reed y Dwyer, 1971; Jaramillo y Detling, 1988). Estas modificaciones resultaron en la reducción en la explotación de recursos y agua hasta en un 95%) (Reed y Dwyer, 1971). Holochek (1982) encontró que la biomasa radical fue superior en sitios en CP buena con relación a condiciones excelente o pobre en un pastizal semiárido. Sin embargo, la respuesta de este atributo es muy variable y otros estudios no han encontrado respuesta de la biomasa radical al apacentamiento en pastizales semiáridos (Ares, 1976; Bartos y Sims, 1974; Dormaar *et al.*, 1981).

Pocos estudios han estimado directamente las relaciones entre contenido o dinámica de la humedad en el suelo y la CP o el apacentamiento. En general, en ambientes mésicos, la intensidad de apacentamiento se ha correlacionado negativamente con el contenido de humedad del suelo (Smoliak *et al.*, 1972; Dormaar *et al.*, 1994; Naeth y Chanasyk, 1995). Esta tendencia ha sido atribuida a los cambios en la composición florística inducidos por apacentamiento, hacia especies con tendencia de distribución de la biomasa radical en la parte superficial del perfil, menor cobertura vegetal, así como alta capacidad de extracción de humedad.

Liacos (1962) por su lado, observó una relación inversa entre intensidad de apacentamiento y almacenamiento de agua en el suelo para un sitio de pastizal de clima mediterráneo. Este autor reportó que el contenido de humedad en el perfil superficial del suelo fue mayor bajo condiciones de fuerte apacentamiento que bajo condiciones de apacentamiento ligero o sin apacentamiento. Sin embargo, este patrón se invirtió para perfiles de suelo profundos. Estos resultados fueron aparentemente consecuencia de modificaciones en propiedades físicas del suelo (mayor densidad aparente), y atributos biológicos (distribución de biomasa radical) del ecosistema inducidas por apacentamiento. Así, estas diferencias resultaron en patrones de recarga y extracción dependientes de la intensidad de apacentamiento. Aunque en los hábitats mediterráneos los procesos de recarga y extracción están temporalmente

segregados, se puede esperar que el apacentamiento provoque resultados similares en ambientes donde la humedad es limitada (Arredondo *com. per.*).

2.4. *bouteloua gracilis*

Bouteloua gracilis H.B.K. Lag. (la nomenclatura para gramíneas a lo largo de este trabajo sigue a Beetle, 1979; Beetle *et al.*, 1987; 1991; 1995; y para otras plantas vasculares la nomenclatura sigue a The Plant Names Project 1999), "navajita azul", es la especie clave y dominante del pastizal semiárido, no sólo por sus características productivas, sino por la estabilidad de éstas comunidades y por su papel predominante en el control de los procesos del ecosistema (Ares, 1976; Uresk *et al.*, 1975; Hyder *et al.*, 1976; Coffin *et al.*, 1996). Entre las características de esta especie que contribuyen a tal importancia se encuentra su alto valor forrajero y resistencia al apacentamiento, sequía y fuego (Majerus, 1975; Wilson y Briske, 1979; Wisiol, 1979). Dada la importancia de *B. gracilis* en el pastizal semiárido, es necesario comprender las causas de su dominancia así como sus patrones de recuperación a las perturbaciones como clave para entender la dinámica de este ecosistema. Debido a que el establecimiento de plántulas de navajita azul es esporádico y sensible a precipitación escasa y errática (Hyder *et al.*, 1971; Briske y Wilson, 1978), y que su diseminación dentro de áreas perturbadas es lenta e infrecuente (Hyder *et al.*, 1971; Briske y Wilson, 1977; Samuel, 1985) se había sugerido que la recuperación al disturbio de la navajita azul se ajustaría al modelo tradicional de sucesión en pastizales (Fig. 1). Bajo este modelo se propuso que el pastizal semiárido sigue una secuencia de recuperación de unas cinco fases sucesionales. De acuerdo a Samuel y Hart (1994) tal secuencia consiste primero en el establecimiento de hierbas anuales en las etapas tempranas de sucesión, seguida por gramíneas anuales (segunda fase), hierbas perennes (tercera fase); gramíneas perennes de vida corta (cuarta fase) y finalmente gramíneas perennes de vida larga, especialmente *B. gracilis*, la cual representa el clímax. Sin embargo, el modelo tradicional de sucesión en pastizales no es muy adecuado para el pastizal semiárido por varias razones. Primero, aunque intensidades de apacentamiento pesado a largo plazo puede

disminuir la cobertura de la navajita azul (Aguado, 1994), *B. gracilis* no sólo es tolerante a este disturbio, sino que incluso intensidades moderadas de apacentamiento promueven su dominancia (Hart y Sabih, 1998; Williamson, 1989; Milchunas *et al.*, 1989; 1990). En segundo lugar, a diferencia de lo que predice el modelo tradicional, existen evidencias de que no hay relación entre precipitación y cobertura en esta especie (Aguiar y Lauenroth, 2001) o que la respuesta es más bien moderada (Aguado, 1993). Además, el modelo tradicional considera que los patrones espaciales de recuperación del pastizal semiárido ocurren en escalas espaciales medianas (e.g. campos de cultivo abandonados) (Coffin *et al.*, 1996). En contraste, otro modelo propone que los patrones de recuperación del pastizal semiárido varían a escalas espaciales pequeñas (e.g., plantas individuales), y enfatiza el rol del tipo y tamaño de las perturbaciones como un factor que determina la tasa y el patrón de recuperación (Coffin y Lauenroth, 1988; Coffin y Lauenroth, 1992; Coffin *et al.*, 1996; Fair *et al.*, 2001). Este modelo propone que la muerte de una planta individual crea un espacio que permite el inicio de la dinámica sucesional (Coffin *et al.*, 1996). La liberación de espacio puede estar asociada con la disponibilidad de recursos del suelo (Kelly y Burke, 1997). Así, bajo este modelo, los cambios asociados con la disminución de *B. gracilis* inducidos por sobrepastoreo podrían estar relacionados con cambios en la disponibilidad del agua del suelo.

3. JUSTIFICACIÓN

Los agostaderos constituyen el sistema de producción terrestre más extenso sobre el planeta (Fuhlendorf, 2001; Kauffman y Pyke, 2001). En México, más de la mitad del territorio nacional está constituido por agostaderos (Ortega, 1999), del cual unas 92×10^6 Ha de tierra son consideradas pastizal (Rubio *et al.*, 1996). El sobrepastoreo y las oscilaciones climáticas, entre otros factores, han contribuido a la degradación de estos ecosistemas, comprometiendo su estabilidad y los beneficios que prestan a la sociedad (Soltero-Gardea y Negrete-Ramos, 1997; Mollinar *et al.*, 1998). La importancia de la humedad y los procesos subterráneos para determinar la estructura y dinámica de los ecosistemas semiáridos ha sido enfatizada en varias ocasiones (Sala *et al.*, 1992; Milchunas y Lauenroth, 1995; Aguiar *et al.*, 2001). Así mismo, la identificación de las escalas espaciales de variación en el contenido de humedad del suelo, así como la identificación y la evaluación de los procesos que expliquen tal variabilidad, son de gran importancia, pues pueden proporcionar información sobre la estructura y comportamiento de un ecosistema (Sala *et al.*, 1992). Sin embargo, poco se ha hecho en nuestro país para estudiar las relaciones de humedad-vegetación para hábitats áridos y semiáridos (e.g. Montaña *et al.*, 1995).

4. OBJETIVOS

4.1. *general*

El presente trabajo pretende evaluar si factores bióticos, en particular la composición florística; biomasa aérea; biomasa subterránea y cobertura vegetal, y/o abióticos, en especial textura; contenido de materia orgánica y densidad aparente del suelo, asociados con un gradiente de la CP (*sensu* Dyksterhuis, 1949) afectan la dinámica del contenido de humedad del suelo en un pastizal semiárido del noreste de Jalisco.

4.2. *específicos*

- Establecer la CP de sitios sometidos a diferentes grados de apacentamiento.
- Identificar las características bióticas (e.g. composición botánica, cantidad de biomasa aérea, biomasa radical) y abióticas (e.g. textura del suelo, porcentaje de materia orgánica que pueden explicar la variabilidad en el contenido de humedad entre sitios que exhiben diferente CP.

5. HIPÓTESIS

La hipótesis de trabajo del presente estudio se reduce al siguiente enunciado:

Ho: El contenido de humedad, así como su dinámica, deben variar proporcionalmente a lo largo del gradiente en la CP.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. *Área de estudio*

El presente trabajo se desarrolló en el Rancho Demostrativo Santo Domingo (denominado de ahora en adelante RSD) situado en el municipio de Ojuelos, Jalisco (21° 49' N, 101° 37' W). Esta propiedad depende administrativamente del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias-Centro de Investigaciones Pecuarías del Estado de Jalisco (INIFAP-CIPEJ) a través del Campo Experimental "Vaquerías". El RSD se ubica en la provincia fisiográfica de la Mesa Central, subprovincia Llanos de Ojuelos (INEGI, 1981). Según la Comisión Técnico Consultiva para la Determinación de Coeficientes de Agostadero (COTECOCA, 1979a) el clima del área corresponde a seco templado con verano cálido e invierno fresco BSk*. La topografía se caracteriza por pendientes de 1-12 %, clase de "a nivel", o "casi nivel", a "ondulado" o "suavemente ondulado" (COTECOCA, 1979a). Los suelos predominantes están clasificados como xerosol háplico asociado con litosol, xerosol háplico asociado con litosol y planosol eútrico, y feózem háplico asociado con litosol (INEGI, 1981). En general, estos suelos presentan una profundidad de somera a media, con texturas arcillosa-limosa, limosa-arcillosa y arcillosa y la presencia de un estrato de induración ("caliche" o "tepetate") (COTECOCA, 1979a). Según datos de Aguado (1993), los suelos cercanos del área de estudio están constituidos por dos horizontes con las siguientes características: horizonte 1 de unos 25 cm de profundidad, pH alrededor de 7,

* Según la clasificación climática de Köppen modificada por E. García

1.0 % de materia orgánica, y con textura de franca a migajón-arenosa. Por su parte, el segundo horizonte presenta unos 15 cm de profundidad, pH cercano a 8, contenido de materia orgánica de alrededor de 0.6 %, y una textura similar a la del horizonte anterior (ver Apéndice II). La vegetación está constituida por el pastizal mediano abierto, el cual se caracteriza por la dominancia de gramíneas perennes de tipo xeromorfo, principalmente del género *Bouteloua* (COTECOCA, 1979a). *Bouteloua gracilis*, *B. scorpioides* Lag ("zacate navajita"), *B. hirsuta* Lag ("navajita velluda"), *B. simplex* Lag ("navajita roseta"), *Aristida divaricata* Humb. & Bopl., *Microchloa kuntii* Desv., *Lycurus phleoides* H.B.K. ("zacate lobero"), *Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm. ("zacate búfalo"), *Muhlenbergia rigida* (Kunth) Trin. ("liendrilla morada") constituyen las gramíneas predominantes. En el estrato arbustivo, *Mimosa biuncifera* Benth ("gatuño"), *Dalea bicolor* Humb. & Bopl. in Willd. ("engordacabras"), *Brickellia spinulosa* A. Gray (cola de zorra), *Opuntia robusta* Wendl. ("tapón"), *O. leucotricha* D. C. (duraznillo), *O. imbricata* Haw. ("cardenche"), *O. streptacantha* Lem. (cardón) son elementos comunes, aunque con una frecuencia y densidad bajas. Por último, puede distinguirse un estrato arbóreo bajo (menos del 5 % de la cobertura vegetal) constituido principalmente por *Acacia schaffneri* (S. Watson) F. J. Herm ("huizache") y *Yucca decipiens* Trel. ("izote"). El aumento en la cobertura relativa de especies arbustivas y arbóreas reduce la clase de CP para este tipo de vegetación (Contreras *com. per.*). Sin embargo, el interés de este estudio se concentró en la carpeta de gramíneas que constituye la matriz de la comunidad ecológica. De esta manera, los elementos arbóreos y arbustivos no fueron incluidos dentro de la clasificación de la CP.

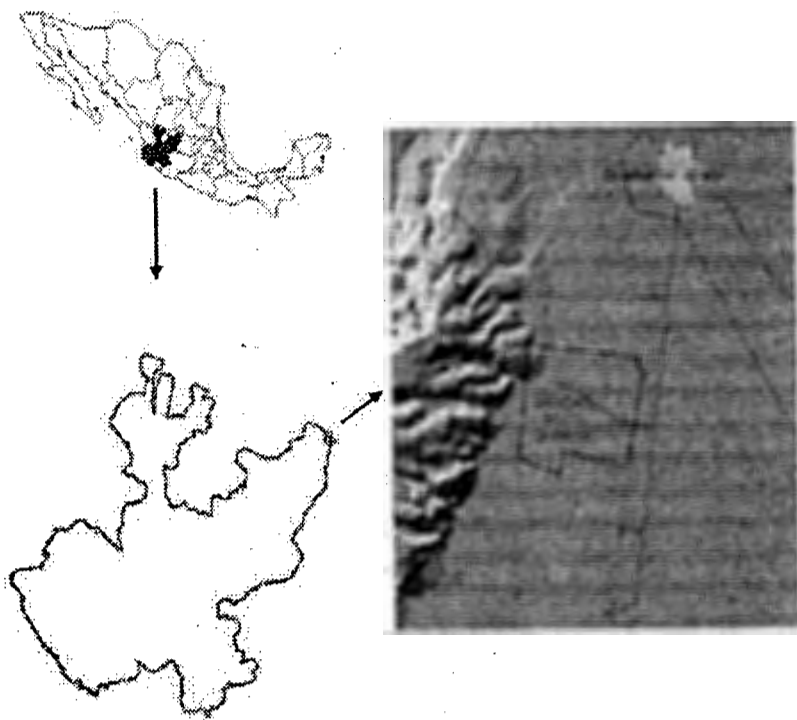


Fig. 5. Área de estudio (la superficie en el recuadro no se encuentra a escala).

6.2. *diseño experimental*

Para el presente trabajo, cuatro "sitios" (en este trabajo, sitio se refiere a las áreas espaciales que sostienen clases de CP diferentes, en general se utiliza como sinónimo de clases de CP) fueron elegidos para representar el gradiente en la CP en un tipo característico de pastizal mediano abierto (ver Apéndice II). La distancia entre los sitios más alejados no superó 1 km, por lo cual se consideró que estos sitios constituyen un "sitio de pastizal" (*sensu* Dyksterhuis, 1949). La cobertura relativa de *B. gracilis*, (la especie considerada decreciente en el esquema de CP) fue estimada visualmente. A partir de tal estimación se eligieron los sitios contrastantes en CP. A fin de minimizar sesgos, dos transectos fueron establecidos para determinar de manera más precisa la CP en cada sitio elegido. Cobertura basal por especie fue registrada (Cuadro 2), y la CP determinada de acuerdo con el método y las guías presentadas por COTECOCA para este tipo de vegetación en otros estados de la República Mexicana (COTECOCA, 1978; 1979b; 1979c). De entre las guías, fueron elegidos aquellos sitios de pastizal con características más similares a las del área de estudio. COTECOCA utiliza un método modificado de Dyksterhuis para determinar CP (Coronado-Quintana, 2001). Una de estas modificaciones consiste en considerar a los grupos ecológicos no solamente en función de su comportamiento ante el apacentamiento, sino también ponderando la contribución o apetencia de las plantas para los herbívoros (bajo este esquema los grupos son llamados "deseables", "menos deseables" e "indeseables"). La proporción de estos grupos en una área o unidad muestral determinadas produce un valor similar al del índice de clímax cuantitativo de Dyksterhuis (1949).

Cuadro 2. Cobertura relativa (en porcentajes) por especie de los cuatro sitios elegidos para representar el gradiente en CP.

Especie	Sitio/Clase de CP			
	1/P*	2/R	3/B	4/E
<i>Aristida divaricata</i>	34.5	17.7	14.7	11.6
<i>Bouteloua gracilis</i>	5.8	3.7	59.0	67.4
<i>B. scorpioides</i>	2.3	24.2	3.5	-
<i>Cyperus seslirioides</i>	1.8	0.4	1.1	3.0
<i>Dalea lutea</i> Willd	-	-	-	3.8
<i>Dichondra argentea</i>	6.5	8.9	-	10.5
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton		-	-	0.2
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	-	-	0.7	-
<i>Isocoma hartwegii</i> Green	-	-	1.7	2.0
<i>Lycurus phleoides</i>	8.7	5	4.5	-
<i>Machaeranthera gymnocephala</i> (DC.) Shinners	-	-		1.4
<i>Microchloa kunthii</i>	31.4	25.0	1.7	-
<i>Sida abutifoila</i> Mill	1.32	4.6	0.7	-
<i>Sida rzedowsky</i>	7.4	7.3	10.7	-
<i>Zornia thymifolia</i> Kunth.	-	-	1.3	-

*P = pobre, R = regular, B = buena, E = excelente.

Los cuatro sitios elegidos visualmente representaron aproximadamente las cuatro clases de CP establecidas en el análisis tradicional (Cuadro 3). Seis parcelas circulares de 1 m² fueron establecidas en cada sitio. Esta área de parcela es utilizada comúnmente en comunidades de pastizales, mientras que la forma elegida asegura la minimización del efecto de borde (Cook y Stubbendieck, 1986; Barbour *et al.*, 1987). La colocación de las parcelas se realizó de manera aleatoria restringida, el único criterio utilizado aseguró características homogéneas entre cada uno de los sitios.

Cuadro 3. Valores de la CP para los sitios elegidos en el estudio.

SITIO	VALOR DE CP	CP
1	15.0	POBRE
2	21.0	POBRE-REGULAR
3	68.5	BUENA-EXCELENTE
4	76.4	EXCELENTE

Concretamente, el ensayo consistió en 4 tratamientos de CP (excelente, buena, regular y pobre) con 6 parcelas por tratamiento ($n = 24$). Es pertinente señalar que este diseño se basa en un modelo para comparar cada clase de CP como parte de una población (Wester 1992). De esta manera, cada parcela representa una muestra, y la variabilidad entre parcelas estima la variabilidad poblacional (Wester 1992). El diseño es apropiado para utilizar estadística inferencial. Su enfoque ha sido utilizado cada vez más en la investigación ecológica y pueden hacerse generalizaciones por comparación con otros estudios similares (Brown y Walle,r 1986; Collins, 1987; Wester, 1992).

6.3. recolección de datos

Para caracterizar el patrón de la dinámica de humedad edáfica en cada clase de CP, núcleos del perfil del suelo fueron extraídos mediante una herramienta de colección de núcleos. Las fechas muestrales son presentadas en el Cuadro 4. Cada núcleo fue extraído del área adyacente a cada parcela a una profundidad promedio de 20 cm dentro del perfil. Aunque la distribución radical de *B. gracilis* alcanza una mayor profundidad, aún en sitios sujetos a apacentamiento intenso (Currie y Hammer, 1979), existen evidencias de que la mayor proporción de biomasa radical funcional se localiza en la profundidad elegida (aproximadamente 90%) (Bartos y Sims, 1974; Majerus, 1975; Ares, 1976; Dormaar *et al.*, 1981; Coffin y Lauenroth, 1991; Sala *et al.*, 1992). Cada núcleo fue

procesado de manera convencional y secado al horno a 105 °C durante 48 horas. (Or y Wraith, 2000).

Cuadro 4. Fechas muestrales para caracterizar el contenido y dinámica de humedad (día/ mes/año).

Número de muestreo	Fecha	Clave
1	29/08/2001	T1
2	4/10/2001	T2
3	21/12/2001	T3
4	21/03/2002	T4*
5	06/06/2002	T5*
6	25/07/2002	T6*
7	05/10/2002	T7*

* En estas fechas los análisis incluyen dos profundidades de muestreo.

El contenido de humedad fue estimado mediante el método gravimétrico a una aproximación de 0.01 g (Topp, 1993). El contenido gravimétrico de agua es expresado en relación con la masa de un volumen de suelo seco de acuerdo con la siguiente relación:

$$\theta_w = \frac{W_m - W_d}{W_d} \quad \text{Ecuación 2}$$

donde W_m es la masa de suelo húmedo, W_d es la masa de suelo seco y θ_w es el contenido gravimétrico de agua en unidades de Kg Kg⁻¹ u otra unidad de masa, o es expresado en porcentaje (Or y Wraith, 2000). A partir de la cuarta fecha muestral (ver Cuadro 4) se contó con un sensor de humedad basado en el sistema de reflectometría (*Time Domain Reflectometry*) (HidroSense™, Campbell Scientific, Australia). El reflectómetro utiliza las propiedades eléctricas únicas de las moléculas de agua para determinar el contenido de humedad en el suelo (Topp, 1993). Su desempeño ha sido evaluado en varios estudios (Topp y Davis, 1985; Reeves y Smith, 1992). En general, la determinación se basa en la constante

dieléctrica del agua, propiedad que no es afectada por los otros componentes del suelo (Topp, 1993). Se realizaron determinaciones a dos profundidades por parcela (12 y 20 cm). Dos mediciones por profundidad fueron hechas para obtener el contenido volumétrico promedio para cada profundidad. El contenido de humedad expresado sobre una base volumétrica sigue la relación:

$$\theta_v = (\theta_w) \times (D_b)$$

Ecuación 3

donde D_b es la densidad aparente del suelo y θ_v es el contenido volumétrico de agua con unidades de $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ ó es expresado en porcentaje (Topp, 1993).

A pesar de que la correlación entre el método gravimétrico y de reflectometría es bastante alta (Dasberg y Dalton, 1985; Reeves y Smith, 1992), una actividad adicional consistió en determinar la relación entre los valores de humedad obtenidos mediante ambas técnicas. Esta relación es específica para el área de estudio. Un análisis de regresión lineal simple fue realizado con los datos del reflectómetro como variable dependiente y los del método gravimétrico como independiente para una sola fecha muestral. Se realizaron ajustes a partir de este análisis, y, a menos que sea especificado de otra manera, todos los valores de humedad son expresados con base en este ajuste.

La cobertura vegetal fue estimada mediante imágenes de las parcelas para una sola fecha muestral (30/08/2001). Fotografías de cada parcela fueron tomadas mediante una cámara digital (Digital Mavica Mvc FD7, Sony Corp. © 1997) y analizadas para estimar la cobertura aérea para las principales especies mediante SigmaScan Pro 5 (SPSS © 1994).

Al final del estudio (10/10/2002), la biomasa por especie en cada parcela fue determinada mediante el corte, secado a 60 °C durante 48 horas y el pesado del material vegetal a dos figuras de significancia (Roberts *et al.*, 1993).

La CP se estimó de manera más precisa mediante dos índices de composición florística a partir de estos valores de biomasa y cobertura aérea. Se utilizaron

tanto el índice de cl_{max} cuantitativo propuesto por COTECOCA (1978; 1979b; 1979c) que ya se ha mencionado, como el índice de semejanza de Czekanowsky (nombrado desde aquí índice de semejanza). El índice de semejanza expresa tanto la contribución de cada especie como la cantidad de vegetación presente en una unidad muestral (Kent y Coker, 1992). Sin embargo, a fin de adecuar el índice de semejanza con la estimación de CP se le realizaron algunas modificaciones (Huerta *com. per.*). Primero, se usó como "referencia" aquella unidad muestral que mostró la mayor cobertura total de *B. gracilis* y a partir de esta referencia se estimó la "semejanza" entre todas las otras unidades muestrales. Segundo, debido a la gran variación en la composición florística entre unidades muestrales, se decidió utilizar la abundancia proporcional de categorías ecológicas (i.e, especies decrecientes, crecientes o invasoras) utilizadas en el análisis de CP tradicional.

La biomasa radical en cada clase de CP fue determinada por el método del núcleo (Cook y Stubbendieck, 1986). Dos núcleos de 20 cm de profundidad y 5cm de diámetro fueron extraídos dentro de área desnuda a unos 15-30 cm del centro de cada parcela ($n = 48$). Este tamaño de muestra provee una varianza baja de la biomasa subterránea (Milchunas y Lauenroth, 1992). Estos núcleos fueron procesados mediante el método de "remojado y lavado". Sucintamente, los núcleos de suelo son puestos a remojar en contenedores de agua durante 15-30 minutos, lavados manualmente para remover la mayor parte de partículas de suelo y cribados mediante una malla (Lauenroth y Whitman, 1971; Roberts *et al.*, 1993). El material radical recuperado fue secado a 60 °C durante 48 horas y pesado a dos figuras de significancia (Roberts *et al.*, 1993).

Se extrajeron, además, 3 muestras de suelo por clase de CP ($n = 12$) a 20 cm de profundidad para realizar análisis de distribución de tamaño de partículas mediante el método de Buoyocos (descrito en Day, 1965), así como contenido de materia orgánica mediante la técnica de Walkley y Black (descrita en Tiessen y

Moir, 1993). Los análisis corrieron a cargo del Laboratorio de Física de Suelos de la Especialidad de Edafología del Colegio de Postgraduados.

Por último, la densidad aparente del suelo (D_b , proporción de la masa de sólidos secados al horno con respecto al volumen aparente de éstos más el espacio de los poros en algún contenido de agua del suelo especificado) fue estimada mediante el método del núcleo (Culley, 1993). Debido a que el principal interés es buscar diferencias entre clases de *CP*, la estimación se realizó solamente a unos 6 cm de profundidad. Tres núcleos de 6 cm de largo X 5 cm de diámetro por *CP* fueron utilizados para este propósito ($n = 12$).

6.4. análisis estadístico

Dyer y Rice (1999) reportan que los datos de humedad tienen dificultades para analizarse estadísticamente debido a la heterogeneidad ambiental inherente y al efecto interactivo de plantas perennes creciendo en varias estaciones. Estos autores superaron esta limitación al estandarizar los datos con relación al rango de lecturas registradas durante el intervalo de estudio para las unidades muestrales. En el presente trabajo, se exploraron tanto el criterio anterior como el de datos sin estandarizar. Debido a que solamente se obtuvieron registros para diferentes profundidades a partir de la cuarta fecha muestral, los análisis se dividieron en dos pruebas: a) la prueba general y b) la prueba que incluye datos con diferentes profundidades. La prueba general fue realizada utilizando datos de humedad gravimétrica que fueron obtenidos antes de la cuarta fecha muestral (datos ajustados con humedad volumétrica mediante regresión lineal) más los promedios de los registros para las dos profundidades muestreadas después de esta fecha. Para ambas pruebas se evaluaron dos variables: 1) el contenido neto de humedad y 2) la tasa media de cambio en el contenido de humedad (TM, i.e., el término $\Delta W/t$), que fue calculada mediante la expresión:

$$TM = \frac{(W_{h+1} - W_h)}{(t_{i+1} - t_i)} \quad \text{Ecuación 4}$$

donde W_{h+1} es el contenido de humedad en el tiempo i más uno, W_h es el contenido de humedad en el tiempo i , y la expresión en el denominador indica la longitud de días del período en cuestión. TM proporciona información sobre las diferencias en los patrones de dinámica de humedad entre las clases de CP (Dyer y Rice, 1999). Se implementó un análisis de varianza para medidas repetidas. Fueron considerados factores de efectos fijos la CP (prueba general) y la CP y la profundidad (prueba que incluye profundidad), mientras que las medidas a través del tiempo fueron consideradas como las medidas repetidas

(factor de efecto aleatorio). Los datos de cobertura del dosel, biomasa aérea y biomasa radical absolutos fueron analizados con ANOVA de una vía con condición como factor de clasificación. Debido a que los índices utilizados posicionan a las unidades muestrales en categorías de CP, se probó la existencia de diferencias estadísticas entre sitios para estos índices mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1996). Los valores de distribución de tamaño de partículas y contenido de materia orgánica en suelo únicamente se compararon visualmente debido al tamaño de muestra tan pequeño. Finalmente, la asociación entre la humedad del suelo y las variables edáficas y biológicas registradas fue estimada mediante coeficientes de correlación múltiples de Spearman (Zar, 1996). Este enfoque asume que ni las variables bióticas ni las propiedades edáficas variaron significativamente a través del tiempo. Aunque esto es verdad para la mayoría de variables, no necesariamente puede ser el caso (e.g. Bartos y Sims, 1974). Debido a que el muestreo de características edáficas no se realizó enfocado a parcelas, estos datos fueron asignados aleatoriamente a cada parcela dentro de cada clase de CP. Todos los datos fueron probados para normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilks, y en caso necesario se aplicó la transformación adecuada. La discriminación de medias de los análisis se efectuó mediante la prueba de Diferencias Honestas Significativas de Tukey o su equivalente no paramétrico dado el caso (Zar, 1996). Todas las pruebas fueron realizadas con un nivel de significancia de $P = 0.05$, mediante el paquete estadístico de SAS (SAS Institute 1997, Cary, NC, USA). Aquellos modelos que incluyen factores aleatorios y fijos (modelos mixtos) fueron ejecutados mediante la rutina *PROC MIXED* (Saavedra y Douglass, 2002), tomando en cuenta las diferencias entre la longitud de los intervalos temporales de las fechas muestrales (ver Littell *et al.*, 1996).

7. RESULTADOS

7.1. condición de pastizal, atributos de la vegetación y propiedades edáficas

Los resultados totales de los atributos aéreos de la vegetación se presentan en el Apéndice II. La variación en la composición florística (expresada con base en la cobertura aérea o la biomasa aérea) fue notable entre clases de CP (Fig. 6A y Fig. 6B). La cobertura relativa de *B. gracilis* varió desde 4 % para la clase de condición pobre hasta el 90 % aproximadamente para la clase excelente (Fig. 6A). En cuanto a la biomasa de la navajita azul, ésta incrementó drásticamente entre las clases pobre y regular (4 y 6 % respectivamente) comparado con la condición buena (30 %), y la con la condición excelente (80 %) (Fig. 6B). Para todos los sitios, más del 85 % de la biomasa se distribuyó entre solamente cinco especies (*A. divaricata*, *B. gracilis*, *B. scorpioides*, *Lycurus phleoides* y *Sida rzedowski*), mientras 23 especies contribuyeron con la biomasa restante (datos no mostrados).

Por su parte, el comportamiento de la abundancia de otras especies a lo largo del gradiente permitió su clasificación dentro de los grupos ecológicos del análisis tradicional. *A. divaricata* junto con *L. phleoides* y *S. rzedowsky* se comportaron como "invasoras" para este estudio, mientras que *B. scorpioides* lo hizo como una creciente (Fig. 7). *B. hirsuta*, una especie considerada deseable también se comportó como creciente, aunque su abundancia relativa fue pequeña (ver Apéndice II). El resto de las especies no respondió al gradiente en CP (Fig. 7). La estimación de la CP varió dependiendo del índice y los atributos

de la vegetación utilizados para estimarla (Cuadro 5). Por ejemplo, cuando se utilizó como base la cobertura aérea, el índice de clímax cuantitativo indicó que los cuatro sitios correspondieron con las cuatro clases de CP establecidas en el análisis tradicional.

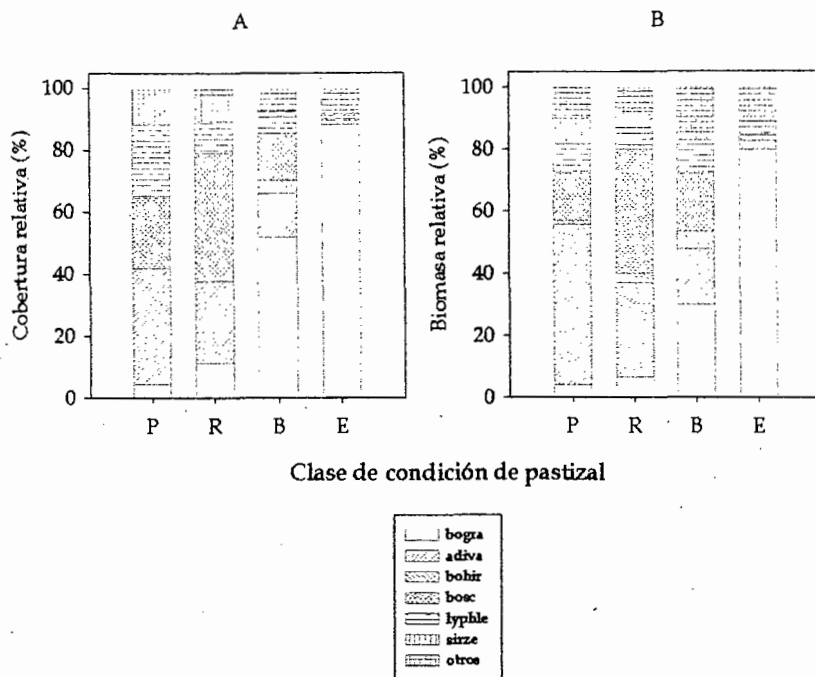


Fig. 6. A) Cobertura relativa por especie y B) biomasa relativa por especie para cada clase de CP. P = pobre, R = regular, B = buena, E = excelente.

Sin embargo, el gradiente entre la CP pobre y regular fue poco evidente. Las diferencias en los valores del índice de semejanza calculado con biomasa y cobertura fueron más ligeras (Cuadro 5). Además, el índice de semejanza reflejó mejor la cantidad de cobertura vegetal ($r = 0.78$, $P < 0.001$, $n = 24$, datos no mostrados) en comparación con el índice de clímax cuantitativo ($r = 0.69$, $P <$

0.001, $n = 24$, datos no mostrados). Con base en esta comparación, la evaluación de la CP entre sitios se realizó con los valores del índice de semejanza. Al utilizar el índice de semejanza, el ANOVA no paramétrico demostró que existieron diferencias significativas en la CP entre los sitios elegidos ($P < 0.001$). Sin embargo, la comparación de medias indicó que los sitios se agruparon en tres grupos solamente. Los sitios clasificados en la condición pobre y regular no difirieron significativamente entre sí ($P > 0.50$), mientras que éstos resultaron diferentes de los clasificados como condición buena y excelente ($P < 0.001$). A su vez, los sitios clasificados en condición buena y excelente difirieron significativamente entre sí ($P < 0.001$). Cabe aclarar que se seguirán utilizando los adjetivos pobre, regular, buena y excelente a fin de evitar confusiones, pero teniendo en cuenta que las clases clasificadas originalmente como pobre y regular no difirieron estadísticamente entre sí.

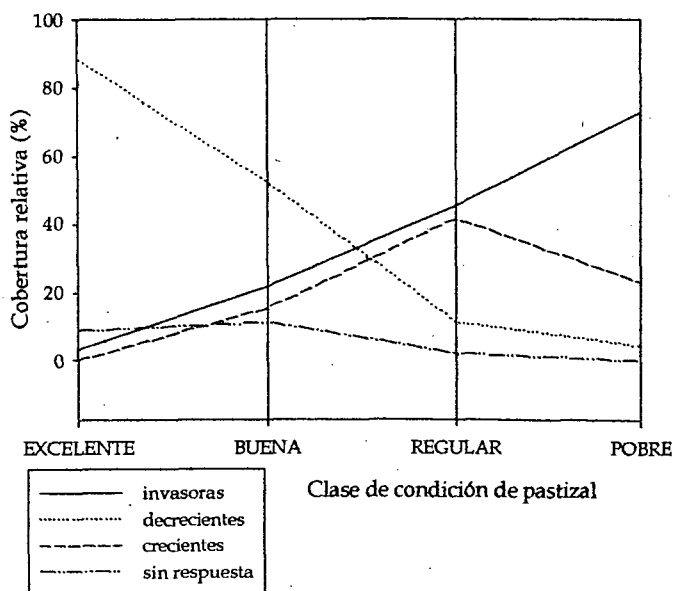


Fig. 7. Comportamiento ecológico de las especies a lo largo del gradiente en CP (cf. Fig. 3).

Los análisis de varianza de los atributos de la vegetación mostraron diferencias significativas en la cobertura aérea absoluta ($P < 0.0001$) y en la biomasa subterránea absoluta ($P = 0027$) entre las clases de CP (Fig. 8). La clase en condición excelente mostró valores superiores tanto para la cobertura aérea como para la biomasa subterránea con respecto a las otras clases de CP, mientras que las clases de condición pobre, regular y buena no difirieron significativamente entre sí para estos atributos. En la clase de condición excelente la vegetación cubrió en promedio 40% de la superficie del suelo, mientras que las otras clases de CP exhibieron de 19 a 22 % de cubierta vegetal (datos no mostrados). La superficie de suelo desnudo, i.e., el complemento de la superficie cubierta por la vegetación, estuvo relacionada de manera negativa con la abundancia relativa de *B. gracilis* ($P < 0.001$), pero de manera positiva con *B. scorpioides* ($P < 0.001$) y las especies que se comportaron como decrecientes ($P < 0.001$) (Fig. 9). Contrario a lo esperado por el modelo tradicional de CP, la biomasa aérea no difirió entre clases de CP (Fig. 8).

Cuadro 5. Valor de los índices utilizados para estimar la CP, así como la clase de CP correspondiente a cada sitio.

Sitio	Estimación basada en cobertura relativa				Estimación basada en biomasa relativa			
	Clímax cuantitativo	Clase de CP	Índice de semejanza	Clase de CP	Clímax cuantitativo	Clase de CP	Índice de semejanza	Clase de CP
1	22.5	P*	19	P	22	P/R	24	P/R
2	30.5	R	23	P/R	27	R	27	P/R
3	74	B/E	52	R/B	53	R/B	50	R/B
4	92	E	100	E	85	E	100	E

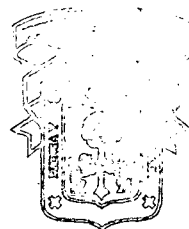
*P = pobre, R = regular, B = buena, E = excelente.

Por su parte, tanto la densidad aparente y la distribución de las fracciones texturales fueron muy similares entre las clases de CP (Fig. 10). El contenido de materia orgánica pareció diferir entre clases de CP, aunque ninguna tendencia

resultó evidente. A pesar de no haber realizado pruebas estadísticas sobre este conjunto de datos, estas variables mostraron en general variabilidad baja (coeficientes de variación entre 3 y 14 %, datos no mostrados).

Para todas las clases de *CP*, el suelo fue clasificado como migajón arcillo-arenoso, excepto dos muestras clasificadas como migajón arenoso y franco respectivamente.

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

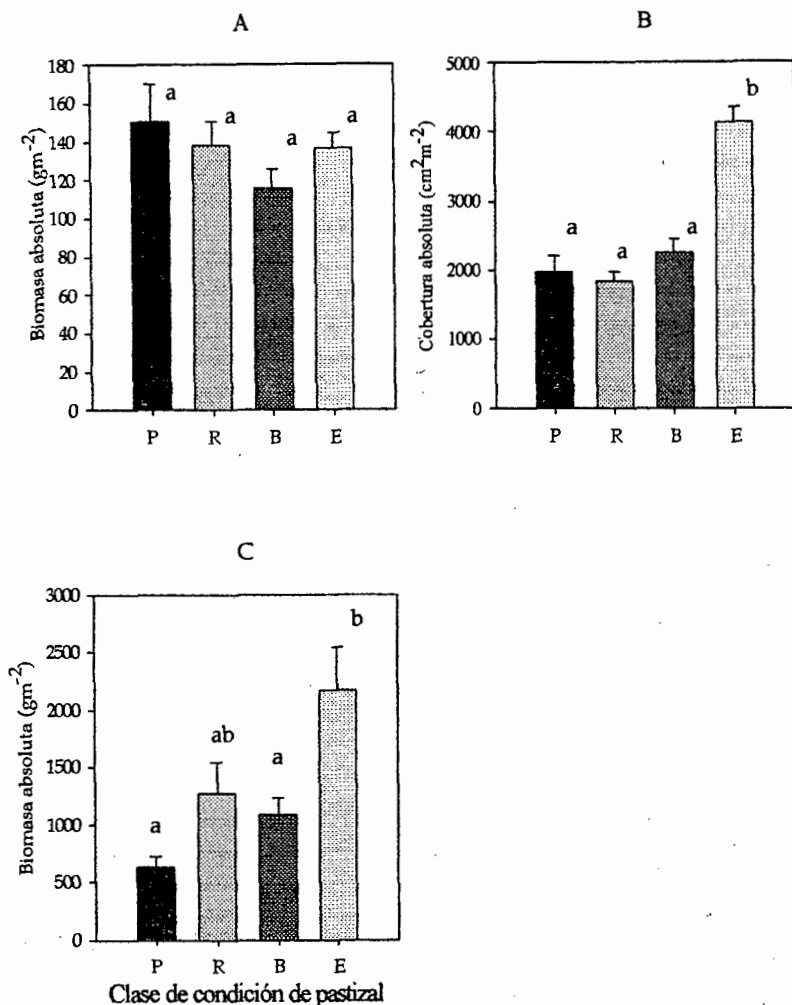


Fig. 8. Resultados de los análisis de varianza para los atributos de la vegetación a lo largo del gradiente en CP. A. Biomasa aérea absoluta. B. Cobertura absoluta. C. Biomasa subterránea absoluta. Letras diferentes representan diferencias significativas entre medias. Las barras gruesas representan las medias, mientras que las líneas delgadas representan un error estándar de la media (± 1 se), $n = 24$.

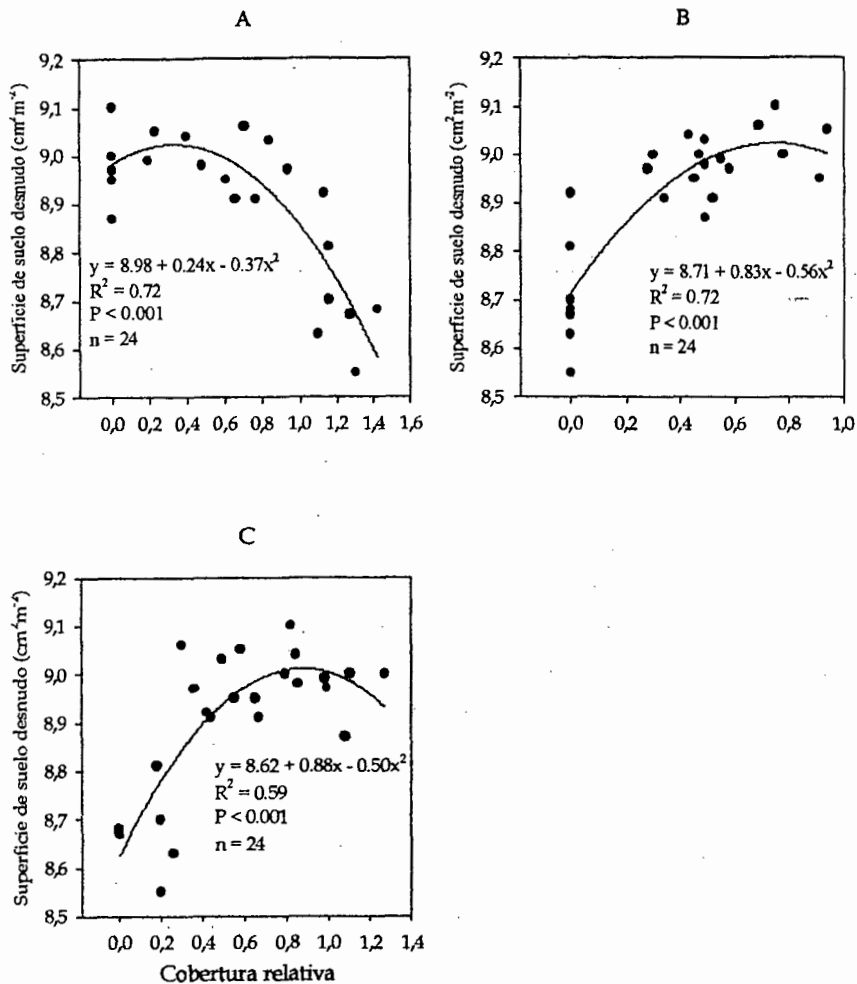


Fig. 9. Relación entre la cobertura relativa de los principales grupos de plantas de agostadero y la superficie de suelo desnudo. A = *B. gracilis*, B = *B. scorpioides* y C = Especies crecientes. Valores de cobertura relativa arcoseno transformados. Valores de superficie de suelo desnudo logarítmicamente transformados.

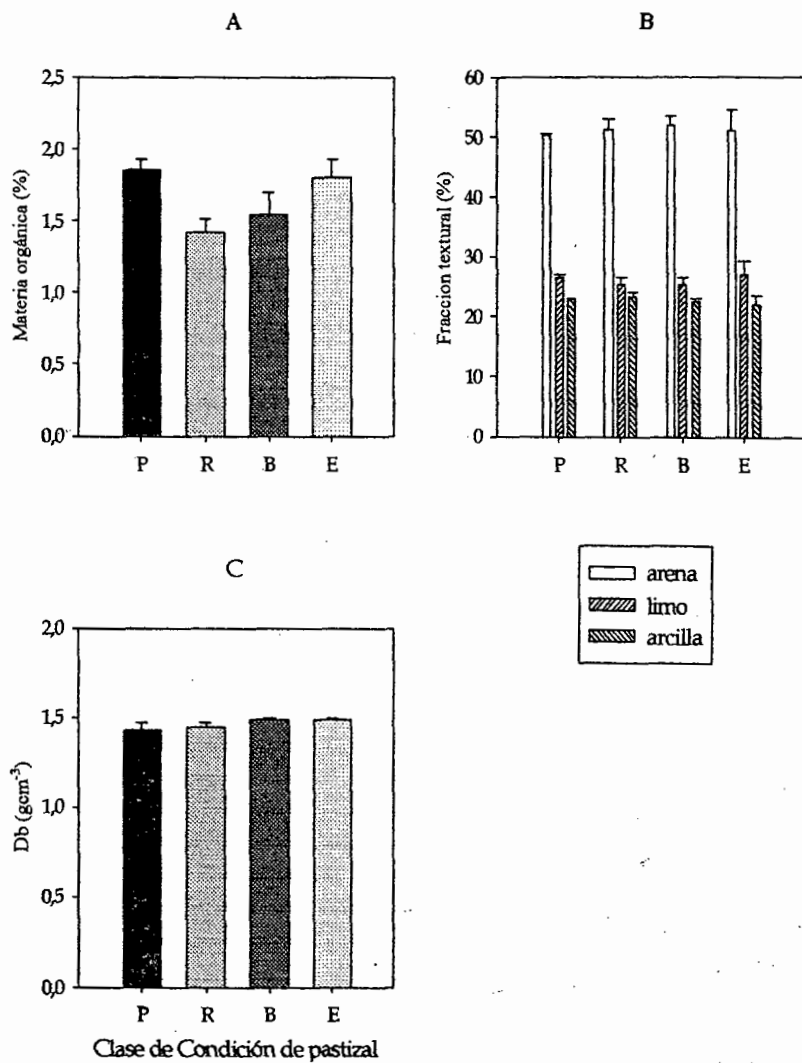


Fig. 10. Propiedades edáficas registradas a lo largo del gradiente en CP. A) Contenido de materia orgánica. B) Distribución de tamaño de partículas. C) Densidad aparente. Medias ± 1 se, $n = 3$.

7.2. contenido y dinámica de humedad

Para la fecha muestral destinada al ajuste entre los dos métodos de determinación del contenido de agua en el suelo, no se registraron valores inferiores al siete por ciento de humedad gravimétrica. Así, debido a la significancia física de los valores cero para ambas variables y con el fin de ajustar valores más bajos observados durante el estudio, el análisis de regresión se realizó a través del origen, (Fig. 11).

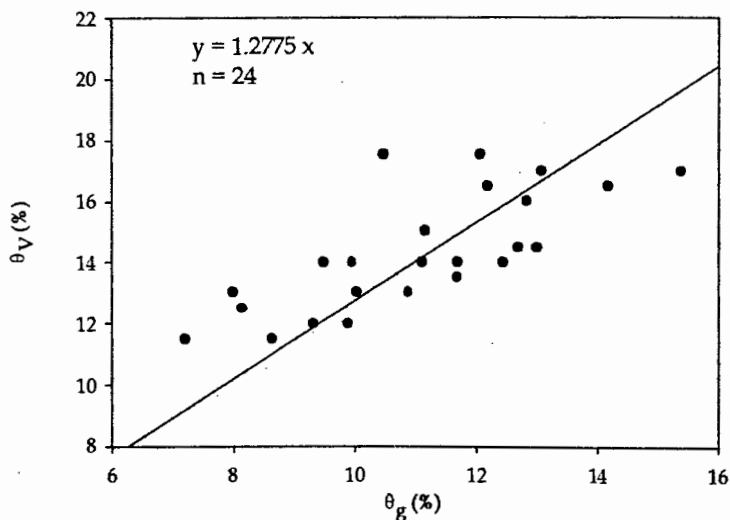


Fig. 11. Relación funcional entre el contenido de humedad gravimétrica (θ_g) y volumétrica (θ_v).

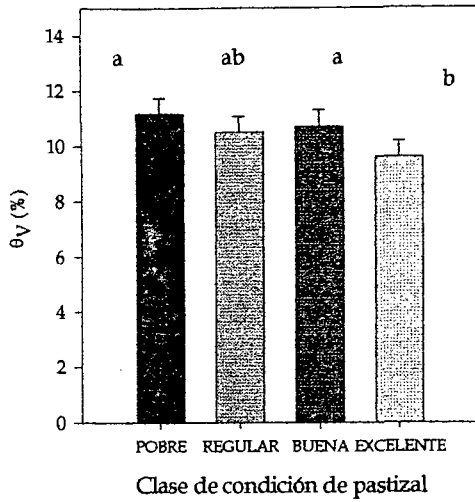
En vista de que los resultados del análisis del contenido de humedad del suelo fueron similares para datos estandarizados y sin estandarizar, únicamente se presentan éstos últimos. Existieron diferencias significativas para el contenido neto de humedad con respecto a la clase de CP tanto para el ANOVA general ($P < 0.001$), como para el ANOVA que incluyó diferentes profundidades ($P = 0.01$) (Cuadro 6). En el análisis general, la clase en condición pobre presentó 8% más

de humedad con respecto a la condición excelente ($P < 0.01$). No obstante, para el análisis general, solamente el contenido de humedad de la condición excelente difirió significativamente del que presentaron las clases pobre, buena y regular, y éstas no difirieron significativamente entre sí (Fig. 12A). Ninguna de las interacciones resultó significativa para el análisis general (Cuadro 6). La tendencia de menor contenido de

humedad en la condición excelente también fue observada en el análisis con dos profundidades (Fig. 12B). Así, se registró un 13 % más de humedad en la clase de condición pobre con respecto a la condición excelente. Además, el contenido neto de humedad difirió entre las profundidades de 10 y 20 cm ($P < 0.001$). Para este análisis con distintas profundidades, las interacciones entre *CP* y tiempo de muestreo ($P < 0.001$) así como entre profundidad \times tiempo ($P < 0.001$) resultaron significativas (Cuadro 6).

Por otra parte, la tasa media de cambio en el contenido de humedad (i.e., $\Delta W/\Delta t = TM$) no varió significativamente entre clases de *CP*. Esto se observó tanto en el análisis general ($P = 0.30$) como en el que incluyó las dos profundidades ($P = 0.45$) (Cuadro 6). Las interacciones entre *CP* \times tiempo ($P < 0.001$) (Fig. 13) y profundidad \times tiempo ($P < 0.01$) mostraron diferencias significativas para *TM* en el análisis incluyendo las dos profundidades (Cuadro 6). De manera general, esta variable reflejó el patrón estacional de la precipitación (Fig. 14), con el pico más alto de humedad durante el mes de agosto (Fig. 15 y Fig. 16).

A



B

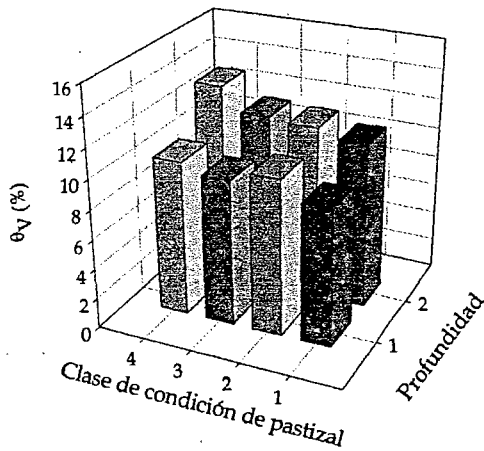


Fig. 12. Efectos principales. A) Contenido neto de humedad para todo el estudio (análisis general). Letras diferentes indican medias estadísticamente diferentes. Medias \pm 1 se, $n = 42$. B) Contenido neto de humedad por clase de CP y profundidad (análisis con profundidades). Clase de CP: 1 = excelente, 2 = buena, 3 = regular, 4 = pobre; profundidad: 1 = 20 cm, 2 = 12 cm.

Cuadro 6. Resultados principales de los análisis de varianza efectuados para pruebas que incluyen humedad.

Prueba – variable (número de observaciones) Fuentes de variación	gl	F †	P
ANOVA general—contenido neto de humedad (n = 168)			
Condición	3	5.25	< 0.01**
Tiempo	6	82.01	< 0.001**
Condición X Tiempo	18	1.28	> 0.20
ANOVA general— tasa media de cambio en el contenido de humedad (n = 144)			
Condición	3	1.06	> 0.35
Tiempo	5	43.17	< 0.001**
Condición X Tiempo	15	1.41	> 0.15
ANOVA con diferentes profundidades—contenido neto de humedad (n = 188)			
Condición	3	4.08	< 0.05*
Profundidad	1	47.46	< 0.001**
Tiempo	3	231.81	< 0.001**
Condición X Profundidad	3	0.60	> 0.60
Condición X Tiempo	9	3.75	< 0.001**
Profundidad X Tiempo	3	6.81	< 0.001**
Condición X Profundidad X Tiempo	9	.12	> 0.90
ANOVA con diferentes profundidades—tasa media de cambio en el contenido de humedad (n = 140)			
Condición	3	0.89	> 0.45
Profundidad	1	0.68	> 0.40
Tiempo	2	162.71	< 0.001**
Condición X Profundidad	3	0.02	> 0.90
Condición X Tiempo	6	5.14	< 0.001**
Profundidad X Tiempo	2	6.19	< 0.01**
Condición X Profundidad X Tiempo	6	0.08	> 0.90
† F tipo III.			
* Resultado significativo			
** Resultado altamente significativo			

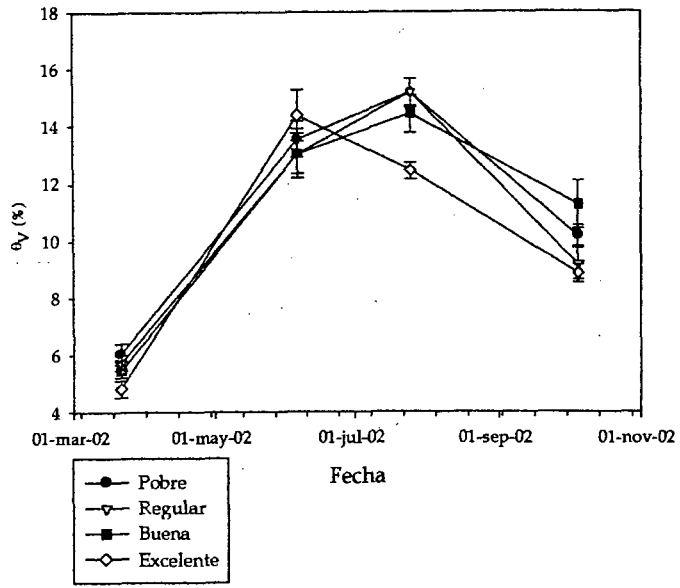


Fig. 13. Variación en el contenido de humedad volumétrica en cada clase de CP en diferentes fechas de muestreo. Medias ± 1 se.

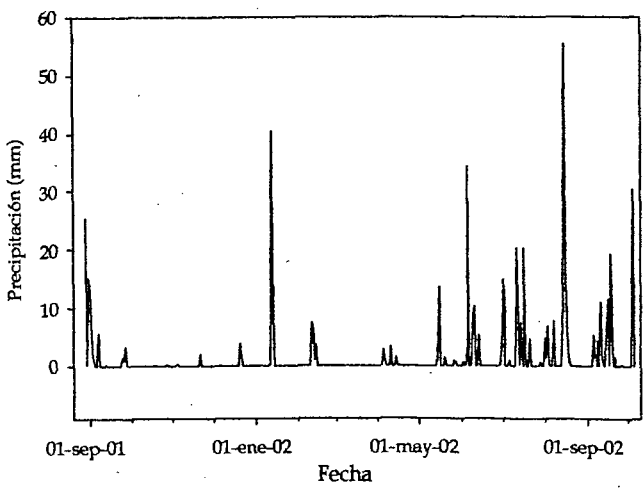


Fig. 14. Precipitación diaria a lo largo del estudio.

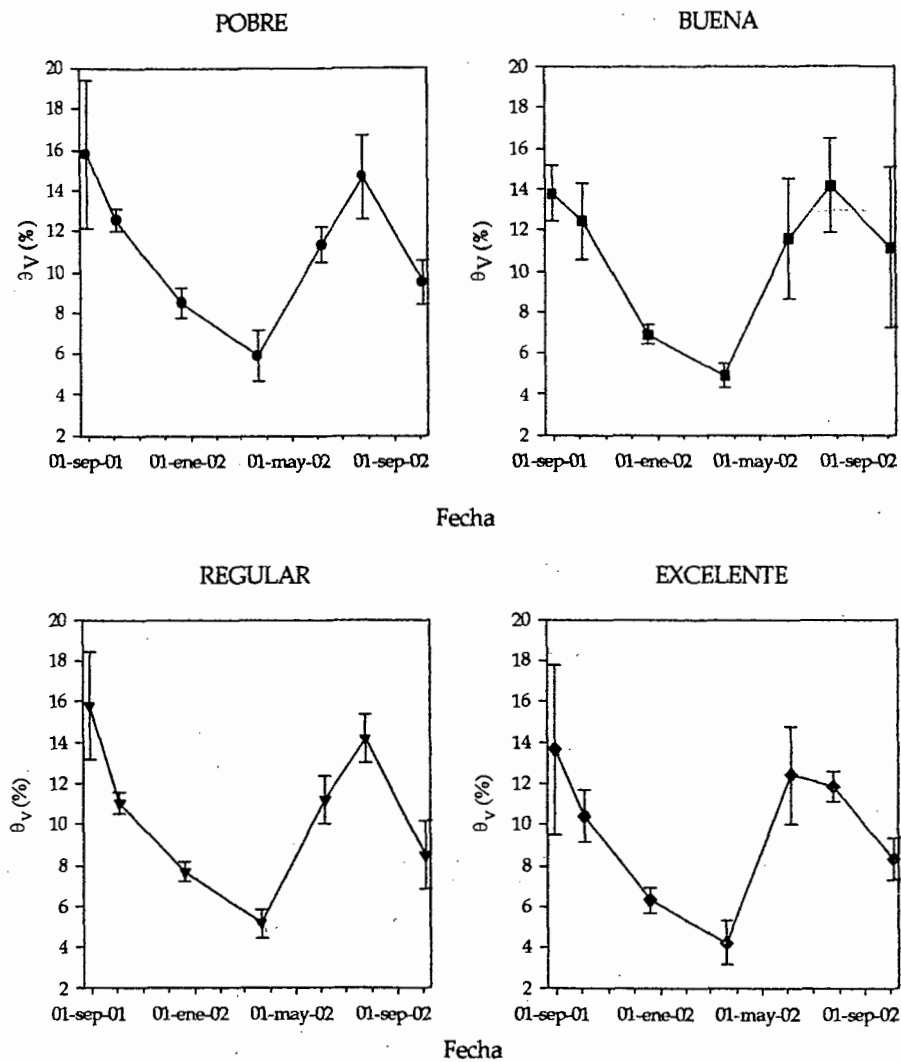


Fig. 15. Dinámica del contenido de humedad volumétrica (θ_v) de las cuatro clases de CP a lo largo del estudio (análisis general). Media \pm 1 sd, n = 6.

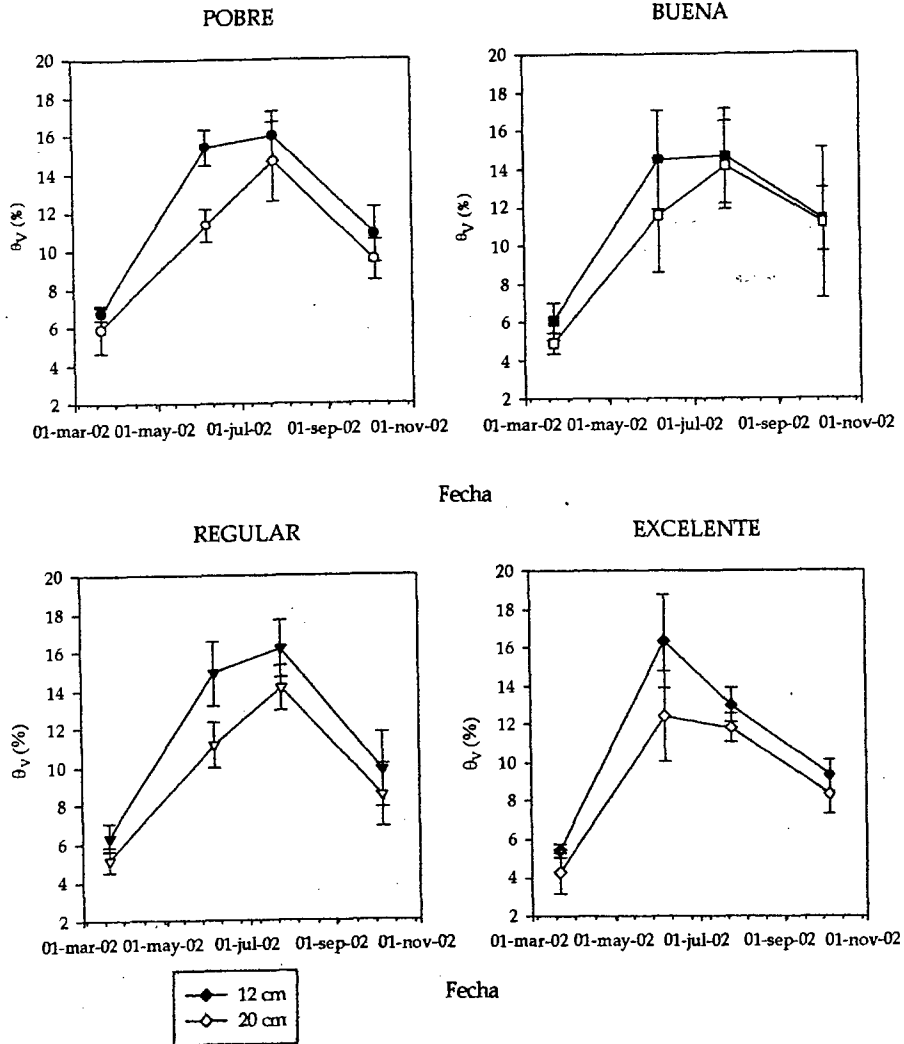


Fig. 16. Dinámica del contenido de humedad volumétrica (θ_v) de las cuatro clases de CP a dos profundidades a lo largo del estudio. Media \pm 1 sd, n = 6.

La relación entre el contenido de humedad y las variables bióticas y edáficas en cada fecha muestral mostró una gran variabilidad (Cuadro 7). No obstante, se observó una mayor tendencia a asociaciones negativas significativas entre el contenido de humedad con la CP (expresada con el índice de semejanza), la cobertura relativa y la biomasa subterránea. Esta tendencia se revirtió durante la séptima fecha muestral cuando se observó la asociación positiva significativa entre la cobertura vegetal y el contenido de humedad. Las propiedades edáficas registradas, así como la biomasa aérea no mostraron asociación significativa con la variabilidad en la humedad para ninguna fecha muestral.

Cuadro 7. Coeficientes de correlación parciales de Spearman, y sus probabilidades asociadas entre paréntesis, entre el contenido de humedad edáfica y las variables bióticas y edáficas registradas a lo largo del gradiente en CP.

Variable	Fecha muestral						
	T1†	T2	T3	T4	T5	T6	T7
Arcilla (%)	0.28 (> 0.25)	-0.02 (> 0.90)	-0.04 (> 0.85)	0.01 (> 0.95)	0.27 (> 0.30)	0.07 (> 0.80)	0.18 (> 0.50)
Arena (%)	0.21 (> 0.40)	-0.15 (> 0.55)	-0.07 (> 0.80)	-0.16 (> 0.55)	0.17 (> 0.50)	0.30 (> 0.20)	-0.12 (> 0.65)
Limo (%)	0.15 (> 0.50)	-0.21 (> 0.40)	0.08 (> 0.75)	-0.08 (> 0.75)	0.17 (> 0.50)	0.30 (> 0.25)	-0.21 (> 0.40)
Densidad Aparente	0.05 (> 0.80)	0.12 (> 0.60)	-0.36 (> 0.15)	-0.20 (> 0.45)	0.22 (> 0.40)	0.40 (> 0.10)	0.08 (> 0.75)
Materia orgánica (%)	-0.13 (> 0.60)	0.40 (> 0.10)	-0.15 (> 0.55)	-0.11 (> 0.65)	-0.03 (> 0.85)	-0.02 (> 0.90)	-0.05 (> 0.85)
Biomasa Aérea	0.07 (> 0.75)	0.18 (> 0.50)	0.25 (> 0.35)	-0.18 (> 0.50)	0.10 (> 0.70)	-0.15 (> 0.55)	-0.15 (> 0.55)
Biomasa Subterránea	-0.28 (> 0.30)	-0.29 (> 0.25)	-0.16 (> 0.50)	-0.03 (> 0.90)	-0.37 (> 0.15)	-0.27 (> 0.30)	-0.50 (< 0.05)*
Cobertura	0.09 (> 0.70)	-0.14 (> 0.60)	-0.48 (< 0.10)§	-0.02 (> 0.90)	-0.06 (> 0.80)	0.06 (> 0.80)	0.54 (< 0.05)*
CP (semejanza)	-0.20 (> 0.45)	-0.11 (> 0.65)	-0.27 (> 0.30)	-0.19 (> 0.45)	0.17 (> 0.50)	-0.58 (< 0.05)*	-0.36 (> 0.15)

† Para una explicación de la clave ver Cuadro 4
 * Correlación significativa.
 § Resultado con probabilidad marginal.

8. DISCUSIÓN

8.1. *estimación de la condición de pastizal*

El presente estudio mostró que la estimación de la *CP* varió dependiendo de los atributos de la vegetación que se utilizan para su estimación, así como del índice usado para expresarla. Por ejemplo, el índice de semejanza expresó de manera más consistente los cambios que ocurrieron en *CP* en comparación al índice de clímax cuantitativo (Cuadro 5). Existen reportes que han encontrado variabilidad en la *CP* cuando se utilizan diferentes atributos de la vegetación, sobre todo cuando ésta se estima en hábitats que exhiben especies con formas de vida contrastantes (e.g., Winslow y Sowell, 2000), argumentándose que atributos particulares de la vegetación como biomasa y cobertura ponderan de manera diferente elementos de la comunidad vegetal como herbáceas o arbustivas (Wilson y Tupper, 1982).

En este trabajo se consideró únicamente la carpeta de gramíneas y herbáceas, basando la estimación de *CP* básicamente en la misma forma de vida. De este modo, las diferencias observadas en la estimación de la *CP* al utilizar diferentes atributos de la vegetación pudieron resultar de otros factores tales como la diferente sensibilidad de las técnicas utilizadas para estimar cobertura y biomasa vegetal (principalmente para discernir especies subordinadas de la vegetación), así como la variabilidad en la correlación entre cobertura y biomasa vegetal entre especies (Payson, 1974). Por otra parte, aunque los criterios de COTECOCA en los que se basa el índice de clímax cuantitativo usado en este trabajo puedan considerarse sin sentido ecológico estricto (e.g., las especies cuyo

comportamiento ante el apacentamiento es dudoso pueden contribuir desproporcionadamente al índice de clímax cuantitativo debido sólo a su preferencia) y un tanto vagos (e.g., uso de cantidades arbitrarias de las abundancias relativas de ciertas especies para estimar la CP), se observó que la CP obtenida mediante el índice de clímax cuantitativo coincidió con los cambios ocurridos en la cobertura aérea. Esta asociación entre el valor del índice de clímax cuantitativo y el porcentaje de cubierta vegetal resultó de la concordancia entre los criterios de COTECOCA (principalmente por considerar a *B. gracilis* como una especie decreciente y por admitir cantidades marginales de especies como *B. scorpioides* y *A. divaricata*) y el porcentaje de cubierta vegetal. De tal suerte que la CP se reflejó estrechamente tanto en la cobertura vegetal como en la composición florística.

Esta asociación entre composición florística y la cobertura vegetal es el resultado de las estrategias de crecimiento de las especies para apropiarse de espacio y monopolizarlo, principalmente en el caso de *B. gracilis*. Esto fue evidente al observar la relación negativa entre la abundancia relativa de *B. gracilis* y la superficie de suelo desnudo comparado con la respuesta en sentido inverso de los otros grupos ecológicos de plantas de agostadero (Fig. 9). Por otra parte, la variación en la proporción de los grupos ecológicos entre las clases de CP sugiere un papel importante de la intensidad de apacentamiento en determinar la estructura y composición florística del pastizal semiárido (Fig. 7). Estos resultados concuerdan con otros que han demostrado que el apacentamiento intenso a largo plazo es responsable de la reducción de la abundancia absoluta y relativa de la especie clave *B. gracilis* (Aguado, 1994), la cual determina principalmente la estructura del pastizal semiárido.

Por otra parte, el concepto de CP ha sido usualmente asociado positivamente con productividad primaria, medida ésta a través de la biomasa en pie (Humphrey, 1949; Goebel y Cook, 1960; Bjugstad y Whitman, 1970). Sin embargo, en este trabajo no se encontró que la CP fuera un buen predictor de la biomasa

en pie (Fig. 8A), por lo que se debería poner especial cuidado al sugerir coeficientes de agostadero para este tipo de agostadero basados sobre composición florística solamente.

8.2. Contenido y dinámica de la humedad del suelo

La hipótesis de que el contenido y la dinámica de humedad varían proporcionalmente con respecto a un gradiente en la *CP* resultó apoyada por los resultados empíricos. No obstante, en cuanto al contenido de humedad, las diferencias en esta variable entre clases de *CP* aparentemente apoyan sólo de manera parcial la hipótesis. Así, las diferencias en el contenido de humedad que se atribuyen a la *CP* se manifestaron en la clase en condición excelente pero no hubo respuestas estadísticamente significativas entre el resto de las clases de *CP* (Fig. 12). La falta de respuesta de la clase de condición regular se debió probablemente a su semejanza con la *CP* pobre de ahí que sus atributos sean equivalentes. De igual manera, no se encontraron diferencias estadísticas en el contenido de humedad para la clase en condición buena. Sin embargo, las observaciones muestran un gradiente de humedad del suelo asociado negativamente con el gradiente en *CP*. Este gradiente en humedad del suelo se observa desde la clase en condición pobre, con los niveles de humedad más elevados, hasta la clase de condición excelente con los contenidos de humedad más bajos (Fig. 12). Con todo, la alta variabilidad de humedad edáfica registrada (ver Fig. 15 y Fig. 16) indica que se deben utilizar tamaños de muestra mayores al estimar esta variable.

Por su parte, aunque la tasa media de cambio ($TM = \Delta W / \Delta t$) no difirió entre clases de *CP* (Cuadro 6), las observaciones indicaron que sí existió un cambio en la dinámica de humedad entre clases de *CP* a lo largo del estudio (*CP* X tiempo para el contenido de humedad y *CP* X tiempo para *TM*, Cuadro 6). Este resultado sugiere que las clases de *CP* mostraron diferencias en los patrones de recarga y extracción de agua. De este modo, aunque la clase en condición excelente mantuvo las condiciones más secas de manera general, esta clase también presentó el mayor contenido de humedad con respecto a las otras clases de *CP* durante la quinta fecha muestral, seguido por un abrupto declive en este

recurso cuando las otras clases de CP continuaron elevando sus niveles de humedad (Fig. 13). Esto parece indicar que la condición excelente tuvo un período de mayor aprovisionamiento de humedad seguido por una alta tasa de transpiración. Este resultado se refuerza con el cambio de signo en la correlación entre cobertura vegetal y contenido de humedad edáfica (Cuadro 7). La falta de diferencias notables de las propiedades edáficas entre las cuatro clases de CP (Fig. 10) y los resultados de los análisis de correlación (Cuadro 7), sugieren que el efecto de la CP sobre el contenido de humedad del suelo se deriva únicamente de los atributos de la vegetación (composición florística y cobertura aérea). Sin embargo, el diseño experimental no permitió considerar adecuadamente los efectos separados de la composición florística y la cobertura aérea sobre el contenido de humedad, pues como ya se estableció la CP estuvo estrechamente reflejada en ambos atributos. Estudios anteriores han establecido que la importancia de la cobertura vegetal en mediar procesos del ecosistema es mayor en pastizales semiáridos que en pastizales méxicos (Vinton y Burke, 1997; Burke *et al.*, 1998; Hook y Burke, 2000). Por otro lado, la composición florística parece mostrar una dirección opuesta, regulando procesos del ecosistema particularmente en pastizales méxicos y perdiendo esta importancia en pastizales áridos y semiáridos (Vinton y Burke, 1997; Burke *et al.*, 1998; Burke *et al.*, 1999). Este patrón se ha explicado con base en las diferencias en diversidad de grupos funcionales observada entre pastizales méxicos y áridos. En pastizales méxicos, la diversidad de grupos funcionales podría regular varios procesos del ecosistema en virtud de la mayor variabilidad de las características asociadas con estos grupos (e.g., proporción C:N de residuos vegetales, distribución vertical de biomasa radical, Smoliak *et al.*, 1972; Dormaar *et al.*, 1994; Derner *et al.*, 1997; Vinton y Burke, 1997; Burke *et al.*, 1998; Burke *et al.*, 1999). A su vez, se ha asumido que los pastizales semiáridos sustentan una variabilidad funcional menor, y que la regulación de los procesos del ecosistema es función más bien de la heterogeneidad espacial de la cobertura vegetal y otros atributos de la

vegetación asociados con esta cobertura (e.g., islas de fertilidad, distribución horizontal de biomasa radical; Hook *et al.*, 1991; Hook *et al.*, 1994; Burke *et al.* 1998). Sin embargo, la relación de humedad con relación a la CP en el presente estudio coincide sólo parcialmente con esta interpretación. De esta manera, aunque otros estudios han encontrado esta relación negativa entre cantidad de área foliar (McKell *et al.*, 1959; Aase y Wight, 1970; Dodd *et al.*, 1998; Golluscio *et al.*, 1998) o productividad (Singh *et al.*, 1998) y el contenido de humedad edáfica en áreas áridas y semiáridas, en el presente trabajo se observó igualmente un efecto de la composición florística en el contenido de humedad. Diferencias interespecíficas en la capacidad de extracción de agua junto con la estrategia de monopolización de espacio de *B. gracilis* (Fig. 9) podrían explicar el efecto de la composición florística sobre el contenido de humedad.

Se ha demostrado, por ejemplo, que el crecimiento foliar en *B. gracilis* puede continuar bajo potenciales hídricos del suelo inferiores a los - 8.0 MPa dentro de los primeros 5 cm de suelo, y cerca de los - 2.6 MPa para los 15 cm de profundidad (Majerus, 1975). A su vez, Sala *et al.*, (1981) encontraron que incluso a potenciales hídricos de la hoja por debajo de los - 4.0 MPa, plantas de *B. gracilis* permanecieron con los estomas abiertos. Por su parte, estudios demuestran que, al igual que la navajita azul, *B. scorpioides* presenta una alta tolerancia a sequía, pero esta especie presenta síntomas de alto estrés hídrico (enrollamiento foliar y clorosis) cuando las hojas alcanzan potenciales hídricos de - 4 MPa (Alcocer-Ruthling *et al.*, 1989). Esta observación, aunada a características morfológicas de esta especie (enrollamiento foliar y aérea foliar específica baja) (Arredondo *com. per.*) sugieren que *B. scorpioides* exhibe más bien estrategias de conservación de agua. A su vez, la información sobre *A. divaricata* es inexistente, pero el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos señala que el uso de agua por esta planta es bajo en comparación con *B. gracilis*, aunque no se presentan referencias de como se llegó a esta conclusión (USDA NRCS, 2002). Así, las diferencias en el contenido de humedad entre la clase de

condición excelente y el resto posiblemente reflejan las mayores tasas de transpiración de la vegetación para cada CP. La distribución de biomasa radical y cobertura aérea entre las clases de CP apoya indirectamente la anterior observación. Lamentablemente, en este estudio no se pudo registrar la evapotranspiración entre las clases de CP, lo cual hubiera proporcionado información valiosa sobre la naturaleza de las diferencias observadas en el contenido de humedad.

Comparado con áreas méxicas, donde los cambios en composición florística que ocurren con el reemplazo de las especies climáticas por especies intermedias que muestran una mayor distribución de la biomasa radical en las capas superficiales del suelo, así como con capacidad de extracción de humedad superiores han sido invocados como las causas de la relación negativa entre intensidad de apacentamiento y contenido de humedad del suelo (Smoliak *et al.*, 1972; Dormaar *et al.*, 1994), en el presente trabajo se observó una situación inversa. Estos estudios han evaluado el efecto del apacentamiento sobre la humedad del suelo (efecto inmediato). Sin embargo, no hay razón para creer que una disminución en la CP ocasionada por el apacentamiento no podría obtener resultados similares analizados estacionalmente (i.e., asociación positiva entre CP y contenido de humedad del suelo). Así, en resumen, el patrón encontrado de menor contenido de humedad a medida que la CP aumentó parece ser efecto de características fisiológicas y morfológicas asociadas con la especie clave del pastizal semiárido *B. gracilis*. La literatura tradicional en manejo de pastizales ha enfatizado las relaciones positivas entre CP y propiedades edáficas consideradas intrínsecamente buenas, tal como la humedad del suelo (e.g., Humprey, 1949; Klemmedson, 1956; Leithead, 1959; Dee *et al.*, 1966). La asociación negativa entre CP y contenido de humedad observada en este estudio (Fig. 12A) no apoyó este punto de vista tradicional.

9. CONCLUSIONES

La *CP* resulta de interacciones complejas entre varios factores que operan a distintas escalas como intensidad y frecuencia de apacentamiento, así como patrones climáticos y la variabilidad inherente de éstos. Una importante fuente de controversia del concepto tradicional de *CP* resulta de admitir a la composición florística como el único descriptor de la salud de los agostaderos y definir los cambios en otros atributos del ecosistema en función de este descriptor. No obstante, en el presente estudio se encontró que la *CP* se relacionó con el contenido de humedad del suelo, el cual forma un eslabón dentro de los procesos de ciclaje de agua de los ecosistemas. Sin embargo, tal relación entre *CP* y contenido de humedad del suelo fue inversa. De esta manera, la *CP* estuvo relacionada con el funcionamiento del ecosistema en el pastizal mediano abierto. La asociación negativa entre humedad edáfica y *CP* probablemente resultó de la diferente distribución de atributos funcionales del ecosistema asociados con la especie clave *B. gracilis* como cobertura vegetal y cantidad de biomasa subterránea entre clases de *CP*. De esta manera, la *CP* continúa siendo un concepto útil y práctico para evaluar las transformaciones inducidas por los humanos en los agostaderos, incluso desde el punto de vista funcional.

Las principales críticas al concepto de *CP* provienen de su relación estrecha con teorías ecológicas de cambio vegetacional en desuso. Otra fuente importante de crítica puede surgir de confrontar el concepto con otros procesos del ecosistema y de que los componentes funcionales (e.g., especies, grupos funcionales) no estén claramente definidos.

10. LITERATURA CITADA.

- Aase, J. K., and J. R. Wight. 1970. Energy balance relative to percent plant cover in a native community. *J. Range Manage.* 23: 252-255.
- Abdel-Magid, A. H., G. E. Schuman, and R. H. Hart. 1987. Soil bulk density and water infiltration as affected by grazing systems. *J. Range Manage.* 40: 307-309.
- Aguado, S., G. A. 1993. Efecto de factores ambientales sobre la dinámica vegetacional en pastizales de los Llanos de Ojuelos, Jalisco: un enfoque multivariable. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 155 p.
- . 1994. Análisis de algunos efectos del pastoreo en agostaderos del Altiplano Central. Folleto Técnico No. 4. SARH-INIFAP-CIRPAC. Ojuelos, Jalisco, Méx.
- Aguiar, M. R., and W. K. Lauenroth. 2001. Local and regional differences in abundance of co-dominant grasses in the shortgrass steppe: a modeling analysis of potential causes. *Plant Ecology.* 156: 161-171.
- , —, — and D. P. Peters. 2001. Intensity of intra- and interspecific competition in coexisting shortgrass species. *J. Ecol.* 89: 40-47.
- Alcocer-Ruthling, M., R. Robberecht, and D. C. Hill. 1989. The response of *Bouteloua scirpioides* to water stress at two phenological stages. *Botanical Gazette.* 150: 454-461.
- Ares, G. 1976. Dynamics of the root system of blue grama. *J. Range Manage.* 29: 208-213.
- Arredondo, J. T., and D. A. Johnson. 1998. Clipping effects on root architecture and morphology of 3 range grasses. *J. Range Manage.* 51: 207-214.
- Bai, Y., Z. Abouguendia, and R. E. Redmann. 2001. Relationship between plant species diversity and grassland condition. *J. Range Manage.* 54: 177-183.

- Barbour, M.G., J. H. Burk, and W. D. Pitts. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin Cummings. Menlo Park, California, USA. 634 p
- Bartos, D. L., and P. L. Sims. 1974. Root dynamics of a shortgrass ecosystem. *J. Range Manage.* 27: 33-36.
- Beeskow, A. N., N. O. Elissalde, and C. M. Rostagno. 1995. Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *J. Range Manage.* 48: 517-522..
- Beetle, A. A. 1979. *Las Gramíneas de México. Tomo I.* COTECOCA. México, D.F. 258 p.
- , V. Jaramillo, P. Guerrero, A. Miranda, I. Núñez, y A. Chimal. 1987. *Las Gramíneas de México. Tomo II.* COTECOCA. México, D. F. 344 p.
- , E. Manrique, J. A. Miranda, V. Jaramillo, A. Chimal, y A. M. Rodríguez. 1991. *Las Gramíneas de México. Tomo III.* COTECOCA. México, D. F. 332 p.
- , V. Jaramillo, A. M. Rodríguez, L. Aragón, M. A. Vergara, A. Chimal, y O. Domínguez. 1995. *Las Gramíneas de México. Tomo IV.* COTECOCA, México, D. F. 342 p.
- Biswell, H. H. 1969. Water control by rangeland management. *J. Range Manage.* 22: 227-230.
- Bjugstad, A. J., and W. C. Whitman. 1970. Significance or reduced plant vigor in relation to range condition. *J. Range Manage.* 23: 181-184.
- Blydenstein, J. 1966. Root system of four desert grassland species on grassed and protected sites. *J. Range Manage.* 19: 93-95.
- Briske, D. D., and M. Wilson. 1977. Temperature effects on adventitious root development in blue grama seedlings. *J. Range Manage.* 30: 276-280.
- , and — 1978. Moisture and temperature requirements for adventitious root development in blue grama seedlings. *J. Range Manage.* 31: 174-178.
- Bryant, F. C., M. M. Kothmann, and L. B. Merrill. 1980. Nutritive content of sheep, goat, and white tailed deer does on excellent condition rangeland in Texas. *J. Range Manage.* 33: 410-414.

- Brown, M. A., and S. S. Waller. 1986. The impact of experimental design on the application of grazing research results—an exposition. *J. Range Manage.* 39: 197-200.
- Buller, R. E., E. Hernandez, and M. H. Gonzalez. 1960. Grassland and livestock regions of Mexico. *J. Range Manage.* 13: 1-6.
- Buol, S. W. 1995. Sustainability of soil use. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 25-44.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, R. Riggle, P. Brannen, B. Madigan, and S. Beard. 1999. Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems* 2: 422-438.
- , —, M. A. Vinton, P. B. Hook, R. H. Kelly, H. E. Epstein, M. R. Aguiar, M. D. Robles, M. O. Aguilera, K. L. Murphy, and R. A. Gill. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry* 42: 121-143.
- Cable, D. R. 1980. Seasonal patterns of soil water recharge and extraction on semidesert ranges. *J. Range Manage.* 33: 9-15.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: analysis of development of vegetation. *Carnegie Inst. Wash.* 242.
- Coffin, D. P., and W. K. Lauenroth. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology* 69: 1609-1617.
- , and — 1991. Effects of competition on spatial distribution of roots of blue grama. *J. Range Manage.* 44: 68-71.
- , —, and I. C. Burke. 1996. Recovery of vegetation in a semiarid grassland 53 years after disturbance. *Ecological Applications* 6: 538-555.
- Collins, S. L. 1987. Interactions of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68: 1243-1250.
- Cook, C. W., and J. Stubbendieck (eds.). 1986. *Range Research: Basic Problems and Techniques.* Society for Range Management. Denver, Colorado, USA. 317 p.
- Coronado-Quintana, J. A., and M. P. McClaran. 2001. Range condition, tenure, management, and bio-physical relationship in Sonora, Mexico. *J. Range Manage.* 54: 31-38.

- Costello, D. F. 1956. Factors to consider in the evaluation of vegetation condition. *J. Range Manage.* 9: 72-74.
- Comisión Técnico Consultiva para la Determinación de Coeficientes de Agostadero. 1978. Memorias del estado de Chihuahua. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D. F. 151 p.
- 1979a. Coeficientes de Agostadero de la República Mexicana. Estado de Jalisco. Tomo I. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D. F. 159 p.
- 1979b. Memorias del estado de Coahuila. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D. F. 255 p.
- 1979c. Memorias del estado de Durango. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D. F. 200 p.
- Culley, J. L. B. 1993. Density and compressibility. *In:* M. R. Carter (ed.). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida, USA. pp.529-539.
- Currie, P. O., and F. L. Hammer. 1979. Detecting depth and lateral spread of roots on native range plants using radioactive phosphorous. *J. Range Manage.* 32: 101-103.
- Chaieb, M., B. Henchi, and M. Boukhris. 1995. Impact of clipping on root systems of 3 grasses species in Tunisia. *J. Range Manage.* 49: 336-339.
- Dasberg, S., and F. N. Dalton. 1985. Time domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical and electrical conductivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49: 293-297.
- Day, P. R. 1965. Particle fractionation and particle-size analysis. *In:* C. A. Black (ed.). *Methods of Soil Analysis. Part 1. Principles and Mineralogical Properties, including Statistics of Measurements and Sampling*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA. pp. 545-567.
- Dee, R. F., T. W. Box, and E. Robertson. 1966. Influence of grass vegetation on water intake of Pullman silty clay loam. *J. Range Manage.* 19: 77-79.
- Demarchi, D. A. 1973. Relationship of range quality to range condition in the Chilcotin Region, British Columbia. *J. Range Manage.* 26: 345-348.

- Derner, J. D., D. D. Briske, and T. W. Boutton. 1997. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C₄ perennial grasses along an environmental gradient? *Plant and Soil* 191: 147-156.
- Dodd, M. B., W. K. Lauenroth and J. M. Welker. 1998. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia* 117: 504-512.
- Dormaar, J. F., B. W. Adams, and W. D. Willms. 1994. Effect of grazing and abandoned cultivation on *Stipa-Bouteloua* community. *J. Range Manage.* 47: 28-31.
- , S. Smoliak, and A. Johnston. 1981. Seasonal fluctuations of blue grama roots and chemical characteristics. *J. Range Manage.* 34: 62-64.
- Dyer, A. R., and K. J. Rice. 1999. Effects of competition on resource availability and growth on a California bunchgrass. *Ecology* 80: 2697-2710.
- Dyksterhuis, E. J. 1949. Condition and management of range land based on quantitative ecology. *J. Range Manage.* 2: 104-115.
- 1958. Ecological principles in range evaluation. *Bot. Rev.* 24: 253-272.
- Eck, H. V., W. G. McCully, and J. Stubbendieck. 1975. Response of shortgrass plains vegetation to clipping, precipitation, and soil water. *J. Range Manage.* 28: 194-197.
- Engel, R. K., J. T. Nichols, J. L. Dodd, and J. E. Brummer. 1998. Root and shoot responses of sand bluestem to defoliation. *J. Range Manage.* 52: 42-46.
- Fair, J., D. P. C. Peters, and W. K. Lauenroth. 2001. Response of individual *Bouteloua gracilis* (Gramineae) plants and tillers to small disturbances. *Am. Midl. Nat.* 145: 147-158.
- Friedel, M. H. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. *J. Range Manage.* 44: 422-426.
- Fuhlendorf, S. D. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience* 51: 625-632.
- García-Moya, E., and C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen ecology of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.

- Goebel, C. J., and W. Cook. 1960. Effect of range condition on plant vigor, production, and nutritive value of forage. *J. Range Manage.* 13: 307-313.
- Golluscio, R. A., O. E. Sala, and W. K. Lauenroth. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115: 17-25.
- Hanson, C. L., A. R. Kuhlman, C. J. Erickson, and J. K. Lewis. 1970. Grazing effects on runoff and vegetation on western South Dakota rangeland. *J. Range Manage.* 23: 418-420.
- Hanson, W. R. 1951. Condition classes on mountain range in Southwestern Alberta. *J. Range Manage.* 4: 165-170.
- Hart, R. H., and M. M. Ashby. 1998. Grazing intensities, vegetation and heifer gains: 55 years. *J. Range Manage.* 51: 392-398.
- Hillel, D., and E. Rawitz. 1972. Soil water conservation. *In: Water deficits and Plant Growth. Vol. III. Plant Responses and Control of Water Balance.* Academic Press. New York, New York, USA. pp. 307-337.
- Holechek, J. L. 1982. Root biomass on native range and mine spoils in southeastern Montana. *J. Range Manage.* 35: 185-187.
- , H. de Souza, and D. Galt. 1998. Grazing surveys: problems, experiences, and ideas. *Rangelands* 20: 9-11
- , R. D. Pieper, and H. H. Carlton. 1995. *Range Management. Principles and Practices.* 2nd ed. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey, USA
- Hook, P. B., and I. C. Burke. 2000. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture and microclimate. *Ecology* 81: 2686-2703.
- , I. C. Burke, and W. K. Lauenroth. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* 138: 247-256.
- , W. K. Lauenroth, and I. C. Burke. 1994. Spatial patterns of roots in a semiarid grassland: abundance of canopy openings and regeneration gaps. *J. of Ecol.* 82: 485-494.

- Hulett, G. K., G. L. Van Amburg, and G. W. Tomanek. 1969. Soil depth-vegetation relationships on a shallow limy range site in a western Kansas. *J. Range Manage.* 22: 196-199.
- Humprey, R. R. 1949. Field comments of the range condition method of forage survey. *J. Range Manage.* 2: 1-10.
- Huschle, G., and M. Hironaka. 1980. Classification and ordination of seral plant communities. *J. Range Manage.* 33: 179-182.
- Hyder, D. N., A. C. Everson, and R. E. Bement. 1971. Seedling morphology and seedling failures with blue grama. *J. Range Manage.* 24: 287-292.
- , W. R. Houston, and J. B. Burwell. 1976. Drought resistance of blue grama as affected by atrazine and N. fertilizer. *J. Range Manage.* 29: 214-216.
- INEGI. 1981. Síntesis Geográfica de Jalisco. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D. F. pp. 122-128.
- Jackson, R. B., and M. M. Caldwell. 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* 74: 612-614.
- Jaramillo, V. J., and J. K. Detling. 1988. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69: 1599-1608.
- Joyce, L. A. 1993. The life cycle of the range condition concept. *J. Range Manage.* 46: 132-138.
- Kaiser, P. H., S. S. Berlinger, and L. H. Fredrickson. 1979. Response of blue-winged teal to range management on waterfowl production areas in Southeastern South Dakota. *J. Range Manage.* 32: 295-298.
- Kauffman, J. B., and D. A. Pyke. 2001. Range ecology, global livestock influences. *In: Encyclopedia of Biodiversity.* Vol. 5. Levin, S. A. (ed.). Academic Press. USA. pp. 33-51.
- Kelly, R. H., and I. C. Burke. 1997. Heterogeneity of soil organic matter following death of individual plants in shortgrass steppe. *Ecology* 78: 1256-1261.
- Kent, M., and P. Coker. 1992. *Vegetation Description and Analysis. A Practical Approach.* CRC. Boca Raton, Florida, USA. 363 p.

- Kieft, T. H., C. S. White, S. R. Loftin, R. Aguilar, J. A. Craig, and D. A. Skaar. 1998. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology* 79: 671-683.
- Klemmedson, J. O. 1956. Interrelations of vegetation, soils, and range conditions induced by grazing. *J. Range Manage.* 9: 134-138.
- Lauenroth, W. K., and W. C. Whitman. 1971. A rapid method for washing roots. *J. Range Manage.* 24: 308-309.
- Laycock, W. A. 1991. Stable sates and thresholds of range condition on North American rangelands: A viewpoint. *J. Range Manage.* 44: 427-433.
- Lee, R. 1983. Ecosystem water balance. *In*: H. A. Mooney and M. Godron (eds.). *Disturbance and Ecosystems Components of Response*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 99-116
- Leithead, H. L. 1959. Runoff in relation to range condition in the Big Bend-Davis Mountains Section of Texas. *J. Range Manage.* 12: 83-87.
- Liacos, L. G. 1962. Water yield as influenced by degree of grazing in the California winter grasslands. *J. Range Manage.* 15: 34-42.
- Litell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, and R. D. Wolfinger. 1996. *SAS System for Mixed Models*. SAS Institute. Cary, NC, USA. 633 p.
- Lorenz, R. J., and G. A. Rogler. 1967. Grazing and fertilization affect root development of range grasses. *J. Range Manage.* 20: 129-132.
- Majerus, M. E. 1975. Response of root and shoot growth of three grass species to decreases in soil water potential. *J. Range Manage.* 28: 473-476.
- McCorkle, J. S., and A. Heerwagen. 1951. Effects of range condition on livestock production. *J. Range Manage.* 4: 242-248.
- McGinty, W. A., F. E. Smeins, and L. B. Merrill. 1979. Influence of soil, vegetation, and grazing management on infiltration rate and sediment production of Edwards Plateau rangeland. *J. Range Manage.* 32: 33-37.
- McKell, C. M., J. Major, and E. R. Perrier. 1959. Annual-range fertilization in relation to soil moisture depletion. *J. Range Manage.* 12 189-193.

- Meeker, D. O., Jr., and D. L. Merkel. 1984. Climax theories and recommendation for vegetation classification — a viewpoint. *J. Range Manage.* 37: 427-430.
- Meewig, R. O. 1965. Effects of seeding and grazing on infiltration capacity and soil stability of a subalpine range in Central Utah. *J. Range Manage.* 18: 173-180.
- , 1970. Infiltration and soil erosion as influenced by vegetation and soil in northern Utah. *J. Range Manage.* 23: 185-188.
- Milchunas, D. G., and W. K. Lauenroth. 1992. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ^{14}C dilution, and ^{14}C turnover. *Ecology* 73: 593-607.
- , y —— 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecological Applications* 5: 452-458.
- , J. R. Forwood, and W. K. Lauenroth. 1994. Productivity of long-term grazing treatments in response to seasonal precipitation. *J. Range Manage.* 47: 133-139.
- , W. K. Lauenroth, P. L. Chapman, and M. K. Kazempour. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.
- , ——, ——, and —— 1990. Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science* 1: 375-384.
- Miller, P. C. 1983. Comparison of water balance characteristics of plant species in "natural" versus modified ecosystems. *In: H. A. Mooney and M. Godron (eds.). Disturbance and Ecosystems Components of Response.* Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 189-212.
- Mollinar, F., Hilton de Souza Gomes, J. L. Holocek, and R. Valdez. 1998. México, macroeconomía, y manejo de pastizales. *Rangelands* 20: 16-24
- Montaña, C., B. Cavagnaro, and O. Briones. 1995. Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the Southern Chihuahuan Desert, Mexico. *J. Arid Environ.* 31: 1-13.
- Naeth, M. A., and D. S. Chanasyk. 1995. Grazing effects on soil water in Alberta foothills fescue grasslands. *J. Range Manage.* 48: 528-534.

- Or, D., and J. M. Wraith. 2000. Soil water content and water potentials relations. In: M. E. Sumner (ed.), Handbook of Soil Science. CRC. Boca Raton, Florida, USA. pp. A53-A85.
- Ortega, L. 1999. Agostaderos. Boletín Red Gestión de Recursos Naturales 15.
- Pamo, E. T., R. D. Pieper, and R. F. Beck. 1991. Range condition analysis: Comparison of 2 methods in southern New Mexico desert grasslands. J. Range Manage. 44: 374-377.
- Parker, K. W. 1954. Application of ecology in the determination of range condition and trend. J. Range Manage. 7:14-22.
- Payne, G. F. 1974. Cover-weights relationships. J. Range Manage. 27: 403-404.
- Pieper, R. D., and R. F. Beck. 1990. Range condition from an ecological perspective: Modifications to recognize multiple use objectives. J. Range Manage. 43: 550-552.
- Pluhar, J. J., R. W. Knight, and R. K. Heitschmidt. 1987. Infiltration rates and sediment productions as influenced by grazing systems in the Texas Rolling Plains. J. Range Manage. 40: 240-243.
- Poulton, C. E., and E. W. Tisdale. 1961. A quantitative method for the description and classification of range vegetation. J. Range Manage. 14: 13-21.
- Powell, D. J., D. C. Clanton, and J. T. Nichols. 1982. Effect of range condition on the diet and performance of steer grazing native sandhills range in Nebraska. J. Range Manage. 35: 96-99.
- Rauzi, F., and C. L. Hanson. 1966. Water intake and runoff as affected by intensity of grazing. J. Range Manage. 19: 351-356.
- , and A. R. Kuhlman. 1961. Water intake as affected by soil and vegetation on certain western South Dakota rangelands. J. Range Manage. 14: 267-271.
- , and D. E. Smika. 1963. Water intake on rangeland as affected by simulated grazing and fertilization. J. Range Manage. 16: 125-128.
- , and F. M. Smith. 1973. Infiltration rates: three soils with three grazing levels in northeastern Colorado. J. Range Manage. 26: 126-129.

- Reed, J. L., and D. Dwyer. 1971. Blue grama response to nitrogen and clipping on the two soil moisture levels. *J. Range Manage.* 24: 47-51.
- Reeves, T. L., and M. A. Smith. 1992. Time domain reflectometry for measuring soil water content in range surveys. *J. Range Manage.* 45: 412-414.
- Rhoades, E. D., L. F. Locke, H. M. Taylor, and E. H. McIlvain. 1964. Water intake on a sandy range as affected by 20 years of differential cattle stocking rates. *J. Range Manage.* 17: 185-190.
- Roberts, M. J., S. P. Long, L. L. Tieszen, and C. L. Beadle. 1993. Measurement of plant biomass and net primary production of herbaceous vegetation. *In*: D. O. Hall, R. C. Bolh er-Nordenkamp, R. C. Leegood, S. P. Long (eds.). *Photosynthesis and Production in a Changing Environment: a Field and Laboratory Manual*. Chapman and Hall. London. pp. 1-21.
- Rosati, V. R., and E. H. Bucher. 1995. Relative abundance and diet composition of Chacoan cavies in relation to range condition. *J. Range Manage.* 48: 482-486.
- Rubio, H.O., M. K. Wood, A. Gomez y G. Reyes. 1996. Native forage quality, quantity, and profitability as affected by fertilization in northern Mexico. *J. Range Manage.* 49: 315-319.
- Russell, J. R., K. Betteridge, D. A. Costall, and A. D. Mackay. 2001. Cattle treading effects on sediment loss and water infiltration. *J. Range Manage.* 54: 184-190.
- Saavedra, F., and L. Douglass. 2002. Using mixed models in SAS for ecological analyses. *Bulletin of the Ecological Society of America.* 83: 180-182.
- Sala, O. E., W. K. Lauenroth, and W. J. Parton. 1992. Long-term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology* 73: 1175-1181.
- , —, —, and M. J. Trilca. 1981. Water status of soil and vegetation in a shortgrass steppe. *Oecologia* 48: 327-331.
- Salve, R., and B. Allen-Diaz. 2001. Variations in soil moisture content in a rangeland catchment. *J. Range Manage.* 54: 44-51.
- Samuel, M. J. 1985. Growth parameter differences between populations in blue grama. *J. Range Manage.* 38: 339-342.
- , and R. H. Hart. 1994. Sixty-one years of secondary succession on rangelands of the Wyoming High Plains. *J. Range Manage.* 47: 184-191.

- Scarnecchia, D.L. 1995. The rangeland condition concept and range science's search for identity: A systems viewpoint. *J. Range Manage.* 48: 181-186.
- Scarnecchia, D. L., and M. M. Kothmann. 1982. A dynamic approach to grazing management terminology. *J. Range Manage.* 35: 262-264.
- Schlesinger, W. H., J. A. Raikes, A. E. Hartley, and A. F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- Short, L. R., and E. J. Woolfolk. 1956. Plant vigor as a criterion of range condition. *J. Range Manage.* 9: 66-69.
- Singh, J. S., D. G. Milchunas, and W. K. Lauenroth. 1998. Soil water dynamics and vegetation patterns in a semiarid grasslands. *Plant Ecology* 134: 77-89.
- Smith, G., J. L. Holochek, and M. Cardenas. 1996. Wildlife numbers on excellent and good condition Chihuahuan Desert rangelands: an observation. *J. Range Manage.* 49: 489-493.
- Smoliak, S., J. F. Dormaar, and A. Johnston. 1972. Long-term grazing effects on *Stipa-Bouteloua* prairie soils. *J. Range Manage.* 25: 246-250.
- Smolik, J. D., and J. K. Lewis. 1982. Effect of range condition on density and biomass of nematodes in a mixed prairie ecosystem. *J. Range Manage.* 35: 657-663.
- Soltero-Gardea, S., and L. F. Negrete-Ramos. 1997. Rangelands of the state of Jalisco and its livestock industry. *Rangelands* 19: 22-25
- Stark, J. M. 1994. Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: M. M. Caldwell, and R. W. Pearcey (eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological processes above- and belowground.* Academic Press. San Diego Cal. USA. pp. 255-284
- Stoddart, L. A., A. D. Smith, and T. W. Box. 1975. *Range Management.* 3rd ed. McGraw-Hill. New York, USA.
- Svejcar, T., and S. Christiansen. 1987. Grazing effects on water relations on Caucasian bluestem. *J. Range Manage.* 40: 15-18.
- Task Group on Unity in Concepts and Terminology. 1995a. New concepts for assessment of rangeland condition. *J. Range Manage.* 48: 271-282.

- Task Group on Unity in Concepts and Terms. 1995b. Evaluating rangeland sustainability: the evolving technology. *Rangelands* 17: 85-92.
- Taylor, H. M. 1960. Moisture relationships of some rangeland soils of the southern Great Plains. *J. Range Manage.* 13: 77-80.
- The Plant Names Project. 1999. International Plant Names Index. Publicado en la Internet. URL = <http://www.ipni.org> (acceso el 30 de agosto de 2002).
- Tiessen, H., and J. O. Moir. 1993. Total and organic carbon. *In*: M. R. Carter (ed.). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida, USA. pp. 187-199.
- Thien, S.J., and J.G. Graveel. 1997. *Laboratory manual for soil science*. 7th ed. McGraw-Hill. USA. pp 55-82.
- Thornton, B., and P. Millard. 1996. Effects of severity of defoliation on root function in grasses. *J. Range Manage.* 49: 443-447.
- Thurow, T. L., W. H. Blackburn, and C. A. Taylor-Jr. 1986. Hydrologic characteristics of vegetation types as affected by livestock grazing systems, Edwards Plateau, Texas. *J. Range Manage.* 39: 505-509.
- Topp, G. C. 1993. Soil water content. *In*: M. R. Carter (ed.). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida, USA. pp. 541-557.
- , and J.L. Davis. 1985. Measurement of soil water content using Time-domain reflectometry (TDR): a field evaluation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49: 19-24.
- Troeh, F. R., J. A. Hobbs, and R. L. Donahue. 1980. *Soil and Water Conservation for Productivity and Environmental Protection*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Uresk, D. W., P. L. Sims, and D. A. Jameson. 1975. Dynamics of blue grama within a shortgrass ecosystem. *J. Range Manage.* 28: 205-208.
- USDA. NRCS. 2002. The PLANTS Database, Version 3.5 (<http://plants.usda.gov>, acceso 10 de abril de 2003). National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
- Van Haveren, B. P. 1983. Soil bulk density as influenced by grazing intensity and soil type on a shortgrass prairie site. *J. Range Manage.* 36: 586-588.

- Vinton, A. M., and I. C. Burke. 1997. Contingent effects of plant species on soil along a regional moisture gradient in the Great Plains. *Oecologia* 110: 393-402.
- Warren, S. D., W. H. Balckburn, and C. A. Taylor, Jr. 1986a. Soil hydrologic response to number of pastures and stocking density under intensive rotation grazing. *J. Range Manage.* 39: 500-504.
- , S. D., T. L. Thurow, W. H. Blackburn, and N. E. Garza. 1986b. The influence of livestock trampling under intensive rotation grazing on soil hydrologic characteristics. *J. Range Manage.* 39: 491-495.
- Webb, W., S. Szarek, W. Lauenroth, R. Kinerson, and M. Smith. 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology* 59: 1239-1247.
- Weaver, J. E. 1950. Effects of different intensities of grazing on depth and quantity of roots grasses. *J. Range Manage.* 3: 100-114.
- Wester, D. B. 1992. Viewpoint: replication, randomization, and statistics in range research. *J. Range Manage.* 45: 285-291.
- Westoby, M., B. Walker, and I. Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manage.* 42: 266-274.
- Wilson, A. D., and G. J. Tupper. 1982. Concepts and factors applicable to the measurement of range condition. *J. Range Manage.* 35: 684-689.
- Wilson, A. M., and D. D. Briske. 1979. Seminal and adventitious root growth of blue grama seedlings on the Central Plains. *J. Range Manage.* 32: 209-213.
- Williamson, S. C., J. K. Detling, J. L. Dodd, and M. I. Dyer. 1989. Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *J. Range Manage.* 42: 149-152.
- Willoughby, M. G., and M. J. Alexander. 2000. A range condition dilemma. *Rangelands* 22: 23-26.
- Winslow, S. R., B. K. Sowell. 2000. Technical note: a comparison of methods to determine plant successional stages. *J. Range Manage.* 53: 194-198.
- Wisioł, K. 1979. Clipping of water-stressed blue grama affects proline accumulation and productivity. *J. Range Manage.* 32: 194-195.

11. APÉNDICES.

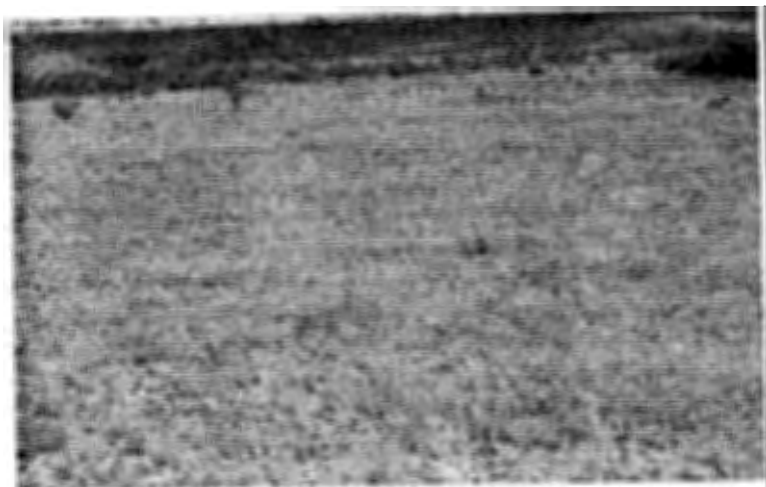
APÉNDICE I. Especies encontradas en el área de estudio y sus claves asignadas.

Especie	Familia	Clave
<i>Aphanostephus ramosissimus</i> DC.	Asteraceae	aphara
<i>Aristida divaricata</i> Humb & Bompl.	Poaceae	adiva
<i>Asclepias brachystephana</i> Engelm.ex Torr.	Asclepiaceae	asclesp
<i>Bouteloua gracilis</i> (H.B.K.) Lag.	Poaceae	bogra
<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	Poaceae	bohir
<i>Bouteloua scorpioides</i> Lag.	Poaceae	bosc
<i>Cardionema ramosissima</i> A.Nelson & Macbride	Caryophyllaceae	cara
<i>Cyperus seslerioides</i> H.B. & K.	Cyperaceae	cypeses
<i>Dalea lutea</i> Willd.	Fabaceae	dalut
<i>Dichondra argentea</i> Willd.	Convolvulaceae	dichoar
<i>Dyssodia papposa</i> Hitchc.	Asteraceae	dyssopap
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton	Euphorbiaceae	eupo
<i>Evolvulus alsinoides</i> Linn.	Convolvulaceae	evoalsi
<i>Evolvulus sericeus</i> Benth.	Convolvulaceae	evoser
<i>Gaura hexandra</i> Orteg.	Onagraceae	gauhex
<i>Guilleminea densa</i> Moq.	Amaranthaceae	guillden
<i>Ipomoea muricatisepala</i> Matuda	Convolvulaceae	ipomuri
<i>Isocoma hartwegii</i> Greene	Asteraceae	isohar
<i>Laennecia filaginoides</i> DC.	Asreraceae	lafila
<i>Lycurus phleoides</i> H.B.K.	Poaceae	lyphle
<i>Macroptilium gibbosifolium</i> (Ortega) A.Delgado	Fabaceae	macrogybo
<i>Machaeranthera gymnocephala</i> (DC.) Shinnars	Asteraceae	machgy
<i>Mammillaria uncinata</i> Zucc. ex Pfeiff	Cactaceae	mamun
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Poaceae	miku
<i>Muhlenbergia rigida</i> (H.B.K.) Kunth	Poaceae	muhri

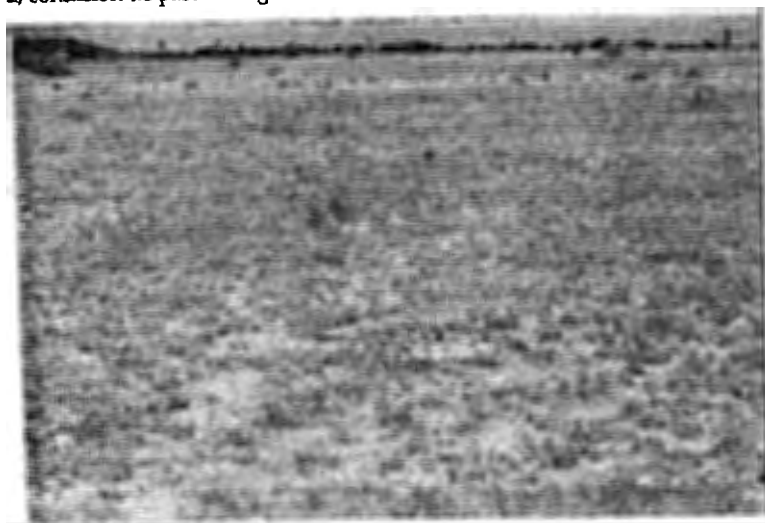
APÉNDICE I. Continuación

<i>Plantago nivea</i> H.B. & K.	Plantaginaceae	planiv
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze	Asteraceae	schpin
<i>Sida abutilifolia</i> Mill	Malvaceae	siabu
<i>Sida rzedowskii</i> P.A.Fryxell	Malvaceae	sirze
<i>Verbena gracilis</i> Desf.	Verbenaceae	verbegra
<i>Zornia thymifolia</i> H.B. & K.	Fabaceae	zothy

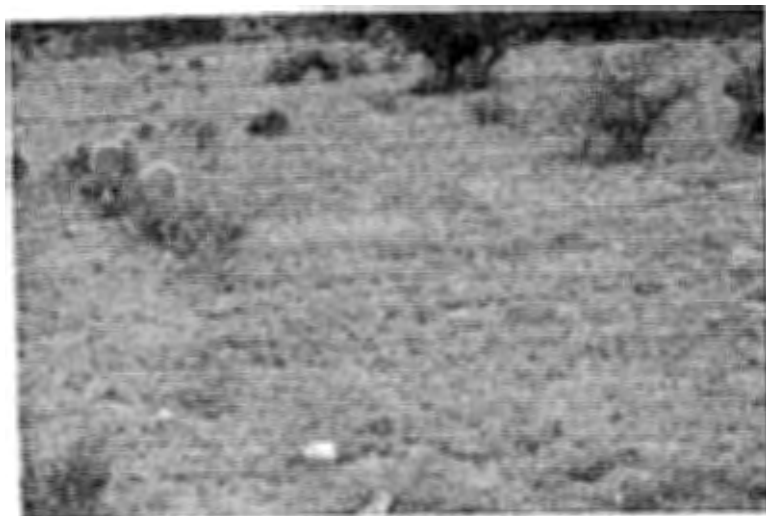
APÉNDICE II. Imágenes de las especies, sitios que representaron el gradiente de condición de pastizal, y perfil de suelo.



Sitio 2, condición de pastizal regular.



Sitio 3, condición de pastizal buena.



Sitio 4, condición de pastizal excelente.



Perfil característico de suelo.

APÉNDICE III. Valores de cobertura absoluta en cm^2m^2 (CA), cobertura relativa en porcentaje (CR), biomasa absoluta en gm^2 (BA) y biomasa relativa en porcentaje (BR) por especie por cada clase de CP.

Especie*	Clase de															
	POBRE				REGULAR				BUENA				EXCELENTE			
	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR
aphara	-	-	2.87	0.32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
adiva	4454.77	37.64	467.30	51.76	2921.85	26.36	250.25	30.27	1904.58	14.06	124.28	17.96	339.46	1.37	22.17	2.71
asclesp	-	-	1.99	0.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bogra	511.71	4.32	37.12	4.11	1247.99	11.26	55.12	6.67	7051.14	52.06	206.47	29.83	21952.62	88.32	652.54	79.75
bohir	-	-	8.80	0.97	-	-	24.35	2.95	554.62	4.09	38.78	5.60	150.77	0.61	13.15	1.61
bosc	2697.00	22.79	137.70	15.25	4611.29	41.60	330.74	40.01	2070.25	15.28	127.90	18.48	-	-	2.85	0.35
cara	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	620.64	2.50	34.30	4.19
cypeses	-	-	4.01	0.44	-	-	4.14	0.50	-	-	3.35	0.48	-	-	-	-
dalut	-	-	-	-	-	-	-	-	426.73	3.15	9.35	1.35	961.72	3.87	24.20	2.96
dichoar	-	-	-	-	-	-	8.96	1.08	86.68	0.64	18.16	2.62	226.37	0.91	19.31	2.36
dyssopap	-	-	-	-	-	-	-	-	184.65	1.36	16.11	2.33	28.47	0.11	-	-
evolsi	-	-	7.26	0.80	-	-	-	-	262.35	1.94	5.19	0.75	-	-	-	-
evoser	-	-	0.69	0.08	-	-	-	-	-	-	4.38	0.63	-	-	-	-
gauhex	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.15	0.14
guilden	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19.52	0.08	3.26	0.40
ipomuri	-	-	-	-	-	-	1.19	0.14	-	-	9.39	1.36	-	-	-	-
lafila	-	-	-	-	-	-	2.19	0.26	-	-	1.52	0.22	-	-	-	-
lyphle	2797.83	23.64	87.71	9.71	1123.25	10.13	58.72	7.10	954.60	7.05	74.56	10.77	399.98	1.61	36.24	4.43

Continuación Apéndice II

Especie	Clase de CP															
	Pobre				Regular				Buena				Excelente			
	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR	CA	CR	BA	BR
macrogybo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.85	0.12	-	-	-	-
machgy	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.76	0.11	-	-	-	-
mamun	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	103.73	0.42	-	-
miku	-	-	52.84	5.85	-	-	17.46	2.11	-	-	8.73	1.26	-	-	3.24	0.40
muhri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	51.88	0.21	-	-
planiv	-	-	1.05	0.12	-	-	1.16	0.14	-	-	-	-	-	-	-	-
schpin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.71	0.10	-	-	0.70	0.09
siabu	-	-	16.59	1.84	219.07	1.98	20.32	2.46	-	-	12.09	1.75	-	-	0.83	0.10
sirze	1372.56	11.60	74.13	8.21	960.21	8.66	42.20	5.11	49.85	0.37	18.22	2.63	-	-	-	-
verbegra	-	-	-	-	-	-	0.86	0.10	-	-	-	-	-	-	-	-
zothy	-	-	2.84	0.31	-	-	8.97	1.09	-	-	11.25	1.63	-	-	2.58	0.32
Totales	11833.88	100	902.90	100	11083.66	100	826.63	100	13545.44	100	692.05	100	24855.18	100	818.20	100
Valores medios†	1972.31	-	150.48	-	1847.28	-	137.77	-	2257.57	-	115.34	-	4142.53	-	136.37	-

* Las claves de las especies son presentadas en el Apéndice I.
† n = 6 parcelas por clase de CP.