

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS

DIVISION DE CIENCIAS AGRONOMICAS
COORDINACION DE POSGRADO



EVALUACION DE ESPECIES HERBACEAS CON
POTENCIAL DE ADAPTACION A SUELOS
DEGRADADOS DEL BOSQUE LA PRIMAVERA

T E S I S

Presentada por la
C. Rosa de Lourdes Romo Campos
como requisito parcial
para obtener el grado de

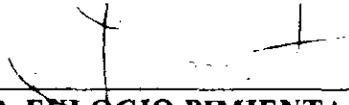
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE AREAS DE TEMPORAL

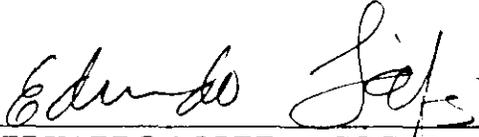
Zapopan, Jalisco, Mayo de 1998.

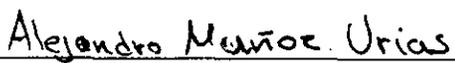
Esta Tesis fue realizada bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobado por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de :

MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE AREAS DE TEMPORAL

CONSEJO PARTICULAR

DIRECTOR : 
DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

ASESOR : 
DR. EDUARDO LOPEZ ALCOCER

ASESOR : 
M.C. ALEJANDRO MUÑOZ URÍAS

ZAPOPAN, JALISCO, ABRIL DE 1998

**EVALUACION DE ESPECIES HERBACEAS CON POTENCIAL DE
ADAPTACIÓN A SUELOS DEGRADADOS DEL BOSQUE LA PRIMAVERA.**

CONTENIDO

	pág.
INDICE DE CUADROS	vii
INDICE DE FIGURAS	xi
RESUMEN	xiii
I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	3
2.1 Degradación de suelo	3
2.1.1 Degradación de suelos en México	6
2.1.2 Degradación de suelos en el bosque La Primavera	7
2.2 Restauración de suelos	11
2.2.1 Métodos utilizados en restauración de suelos	11
2.3 Coberturas Vegetales	12
2.4 Elección de Especies	16
2.4.1 Características agronómicas	18
2.4.2 Características anatómico-fisiológicas	20
2.4.2.1 Tipos de metabolismo fotosintético	23
2.4.3 Aspectos ecofisiológicos de las plantas C-3 y C-4	26
2.4.4 Productividad	30
2.4.5 Adaptaciones morfológicas y anatómicas foliares a la aridez	32
2.4.5.1 Estomas	34
2.4.5.2. Cutícula	36
2.4.5.3 Tricomas	37

III OBJETIVOS	39
IV MATERIALES Y METODOS	40
4.1 Localización	40
4.1.1 Rasgos Físicos	40
4.1.1.1 Fisiografía	40
4.1.1.2 Hidrografía	41
4.1.1.3 Suelos	41
4.1.2 Medio Biótico	41
4.2 Localización del Area de Estudio'	42
4.3 Climograma del año de estudio	43
4.4 Colecta de especies con potencial para su desarrollo en suelos degradados	44
4.5 Determinación del porcentaje de germinación	45
4.6 Evaluación del crecimiento de las especies colectadas	45
4.6.1 Descripción botánica de las especies gramíneas evaluadas	47
4.6.2 Descripción botánica de las especies leguminosas evaluadas	51
4.7 Cobertura	53
4.8 Dinámica de acumulación de biomasa	53
4.9 Tasa fotosintética	53
4.10 Area foliar	54
4.11 Longitud, ancho y área de estomas	55
4.12 Densidad de estomas y tricomas	55
4.13 Anatomía foliar	56

4.14 Determinación del metabolismo fotosintético	56
V RESULTADOS Y DISCUSION	57
5.1 Desarrollo del experimento en campo	57
5.2 Cobertura	75
5.3 Dinámica de acumulación de materia seca	76
5.4 Tipo de matabolismo Fotosintético y Tasas Fotosintéticas en monocotiledones y dicotiledoneas	79
5.5 Area Foliar	82
5.6 Densidad y área de estomas	84
5.7 Cavidad o cripta estomática	86
5.8 Frecuencia de tricomas	88
5.9 Grosor cuticular	89
5.10 Grosor de la hoja grosor del mesófilo	90
VI CONCLUSIONES	94
VII BIBLIOGRAFIA	96

INDICE DE CUADROS

	pág.
1. Porcentaje de erosión hídrica de los suelos de México	6
2. Porcentajes de niveles de erosión hídrica en el estado de Jalisco	7
3. Tipos de rocas presentes en el bosque La Primavera y su grado de resistencia a la erosión	8
4. Factor C para praderas permanentes, tierras ociosas y zonas forestales que han sido pastoreadas, quemadas o recientemente taladas	14
5. Especies de gramíneas y leguminosas más utilizadas para restauración de suelos	16
6. Algunas características de las plantas tolerantes a las restricciones y ruderales	20
7. Porcentajes de germinación y especies que alcanzaron la madurez fisiológica	57
8. Características físico-químicas del suelo en el área de estudio	58
9. Prueba de comparación de medias de la longitud en cm de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra	63
10. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas por tallo principal de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra	64

11. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra	65
12. Prueba de comparación de medias de la variable número de tallos de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra	66
13. Prueba de comparación de medias de la variable longitud de la rama principal en dos especies leguminosas	68
14. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas de la rama principal en dos especies leguminosas	69
15. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas totales en dos especies leguminosas	69
16. Prueba de comparación de medias de la variable número de ramas en dos especies leguminosas	70
17. Tipo de metabolismo fotosintético, tasas fotosintéticas y principales adaptaciones anatómicas relacionadas al estrés por sequía en diferentes especies de gramíneas y leguminosas	81
18. Variación en densidad y área de estomas en diferentes especies gramíneas y leguminosas	85
19. Variación en el grosor de la cripta estomática en dos especies leguminosas y una gramínea	87
20. Frecuencia de tricomas en diferentes especies de gramíneas y leguminosas	88

21. Promedio de la variación en el grosor de la cutícula de la epidermis superior e inferior en especies leguminosas y gramíneas	90
22. Variación en el grosor de la hoja y el grosor del mesófilo de diferentes especies leguminosas y gramíneas	92

INDICE DE FIGURAS

	pág.
1. Relación entre la densidad de vegetación y el porcentaje de erosión en la porción oeste del bosque La Primavera	10
2. Corte transversal de una hoja de leguminosa C-3	37
3. Corte transversal de una hoja de gramínea C-4	38
4. Localización del área de estudio	42
5. Variación estacional de la temperatura promedio y la precipitación pluvial mensual registradas en el área de estudio	43
6. Periodo de déficit hídrico y persistencia de gramíneas y leguminosas evaluadas en suelos degradados del bosque La Primavera	59
7. Incremento en longitud en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	60
8. Incremento en el número de hojas en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	61
9. Incremento en el número de tallos en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	62
10. Incremento en longitud en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	71
11. Incremento en el número de hojas en dos especies leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	72

12. Incremento en el número de hojas por rama principal en dos especies leguminosa a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	73
13. Incremento en el número de ramas en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia	74
14. Porcentajes de cobertura máxima que lograron siete especies evaluadas	75
15. Acumulación máxima de materia seca en cinco especies de gramíneas	77
16. Acumulación máxima de materia seca en dos especies de leguminosas	78
17. Area foliar en diferentes especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la siembra	82
18. Incremento de área foliar en dos especies leguminosas	83
19. Corte transversal de una hoja de <i>Paspalum notatum</i>	93
20. Corte transversal de una hoja de <i>Chamaecrista rotundifolia</i>	93

DEDICATORIA

A MI COMITÉ DE TESIS INTEGRADO POR :

DIRECTOR : DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS

A MIS ASESORES : DR. EDUARDO LOPEZ ALCOCER Y M. EN C.

ALEJANDRO MUÑOZ URIAS

Por compartir sus conocimientos, experiencia y amistad al dirigir este trabajo. Sobre todo por su apoyo y paciencia.

AGRADECIMIENTOS

A LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Por darme la oportunidad de aprender a servir a mis semejantes

A mis compañeros del Departamento de Ciencias Ambientales por su apoyo

Aida L. Sandoval Cuadros gracias por su colaboración y ayuda en el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Jesús E. Sánchez García por haber compartido sus conocimientos y ayuda en la elaboración de esta tesis.

La ciencia sin conciencia no es más que la perdición del alma

OM TAT SAT

RESUMEN

La degradación de los suelos provoca pérdida de la productividad en terrenos agrícolas y forestales, abarcando zonas con una ligera incidencia hasta superficies donde se requiere la implementación de acciones para que los procesos de erosión se detengan y comencen trabajos de restauración de suelos por medio del establecimiento de coberturas vegetales. Una opción para la restauración de suelos con degradación severa es la utilización de plantas herbáceas que proveen rápida cobertura, evitando de esta manera que los procesos de deterioro continúen. Debido a que los suelos degradados presentan condiciones limitantes para el desarrollo de las plantas tales como deficiencias en nutrimentos y poca retención de humedad, en este trabajo se evaluaron 21 especies herbáceas con el fin de valorar su capacidad de establecimiento y desarrollo, así como su adaptación en suelos degradados del bosque La Primavera. Las especies fueron sembradas en el ciclo primavera-verano de 1990 en suelos degradados del mismo bosque. Las especies que lograron germinar y llegar a la madurez fisiológica fueron cinco gramíneas: *Aristida appressa*, *Bromus anomalus*, *Paspalum notatum*, *P. plicatulum* y *Rhynchelytrum repens* y dos leguminosas: *Chamaecrista rotundifolia* y *Desmodium aparines*. Se evaluó su desarrollo vegetativo y cobertura. Al llegar a la madurez fisiológica se realizó un estudio anatómico-fisiológico en el cual se registraron la acumulación de materia seca, tasa fotosintética para evaluar la productividad de las especies, también se realizó un estudio de las estructuras anatómicas que están relacionadas con el estrés por sequía, así como el tipo de metabolismo fotosintético. Las gramíneas presentaron metabolismo fotosintético C-4 y las leguminosas mostraron metabolismo C-3. Las especies gramíneas *Paspalum notatum*, *P. plicatulum* y *Rhynchelytrum repens* mostraron una mayor adaptación a los suelos degradados ya que obtuvieron las tasas fotosintéticas más altas y la mayoría de las adaptaciones anatómicas que presentan especies de zonas con deficiencias de humedad y minerales.

I INTRODUCCION

La degradación de las tierras es un problema que esta adquiriendo relevante importancia a nivel mundial. Las áreas de bosques se han reducido entre 1987 y 1989 en un 1.8%. Algunas de éstas tierras se han desmontado para convertirlas en tierras agrícolas (I. R. M., 1993). En México se ha estimado que 1'054,312 km² afectados y que representan el 54 % de la superficie del país, en Jalisco se estima que el 44 % de su superficie que representa el 35,567.84 km² presenta también degradación de sus tierras (CONAZA,1993). La superficie de suelos que se encuentran en diferentes grados de deterioro provoca la pérdida de productividad en terrenos agrícolas y forestales. La degradación de los suelos es consecuencia de la interacción de diferentes factores entre los cuales resaltan los económicos, culturales, institucionales e incluso normativos, que se expresan en una inadecuada aplicación de las técnicas de producción y falta de aprovechamiento de la aptitud de los suelos (Curiel, 1988 ; Flores y Gerez, 1994). Esta degradación abarca desde zonas donde hay una ligera incidencia y donde es necesario impedir que los procesos que la generan continúen hasta las áreas que han quedado totalmente improductivas y que son de difícil recuperación.

En suelos con degradación severa existen condiciones limitantes para el desarrollo de las especies vegetales. La baja disponibilidad de agua y los nutrimentos minerales que son los principales factores que afectan el establecimiento y desarrollo de coberturas vegetales en éstos sitios.

En nuestro país se calcula que el monto del deterioro podría equivaler a casi trescientos pesos por hectárea (SEMARNAP, 1996).

El Bosque La Primavera con una superficie de 36,229 has (Curiel *et al.*, 1994), es una de las principales áreas forestales cercanas a la ciudad de Guadalajara, que nos proporciona O₂, recarga de acuíferos, además de los beneficios esparcimiento e interés científico por la gran diversidad biológica. Sin embargo, lo más importante de su función es la de ser un regulador hídrico que abastece los mantos acuíferos. Sin embargo, este bosque ha registrado últimamente una severa degradación ecológica que abarca una gran parte de su área con 26,447 ha que equivalen a 73 % de la superficie afectada y que, en algunos casos (1%), alcanza un grado de erosión irreversible. La vegetación nativa muestra signos claros de perturbación producto de las actividades del hombre, lo que ha originado la sustitución de la flora nativa representada principalmente por el bosque de pino-encino, por cultivos agrícolas, matorral subtropical y pastizales.

Por las consideraciones y hechos anteriormente citados, surge la necesidad de establecer coberturas vegetales como una de las acciones destinada a reducir los efectos de la degradación, con especies gramíneas y leguminosas cuyas características de crecimiento, anatómicas y fisiológicas de adaptación a condiciones limitantes de humedad y baja disponibilidad de nutrientes minerales, permitan su establecimiento en suelos degradados del bosque La Primavera y por lo tanto la preservación de esta zona.

II ANTECEDENTES

2.1 Degradación de suelos

En el capítulo 12 de la Agenda XXI de la Conferencia de las Naciones Unidas sobre Ecología y Desarrollo que se refiere al combate de la desertificación y a mitigar los efectos de la sequía, (ONU, citado por CONAZA, 1993) definen el término desertificación como : "La degradación de la tierra en zonas áridas, semi-áridas y subhúmedas". Curiel (1989) menciona que el concepto de degradación de la tierra abarca tanto el factor suelo como los elementos biológicos y físicos del terreno, como son la cubierta vegetal, la fauna y los recursos hídricos entre los más importantes.

La FAO (1980) indica que los procesos de la desertificación son siete, y se dividen en primarios y secundarios. Los procesos primarios son aquellos que tienen un impacto fuerte en la producción y en la modificación del ecosistema. Dentro de estos se han identificado los procesos que se alistan a continuación:

1. Degradación de la cubierta vegetal
2. Erosión hídrica
3. Erosión eólica
4. Salinización y sodificación

Los procesos secundarios están subordinados a los primarios y son:

1. Degradación física (compactación, encostramiento, y afloramiento de horizontes superficiales) ;
2. Degradación biológica (disminución y pérdida de la materia orgánica del suelo) ;
3. La degradación química (pérdida de la nutrición por la concentración de sustancias tóxicas para los seres vivos) ;
4. Los asentamientos humanos.

La degradación del suelo abarca desde zonas con una ligera incidencia de los procesos que lo generan, en donde es necesario impedir que continúen dichos procesos, hasta áreas que han quedado totalmente improductivas y donde es indispensable hacer fuertes inversiones económicas para restablecer las propiedades del suelo (Harker *et al.*, 1993).

Las principales formas de degradación del suelo de acuerdo a Sengupta (1993) son :

1. Acumulación salina, que se presenta en zonas áridas y semiáridas, o bien en las zonas sometidas a riego intensivo.

2. Daños físicos y biológicos que se dan en suelos quemados y compactados.

La compactación puede ser ocasionada por el uso de maquinaria agrícola o por el sobrepastoreo.

3. Erosión eólica, considerada como una de las causas principales de la desertificación, la cual se agudiza cuando el suelo carece de cubierta vegetal.

4. Erosión hídrica que es la forma más común de erosión por dejar el suelo sin protección de la cobertura vegetal.

5. Acidificación, provocada en condiciones naturales por la lixiviación de bases en las áreas de precipitación abundante, y que se agrava aún más por la aplicación excesiva de fertilizantes que dejan residuos ácidos.

Harker *et al.* (1993) mencionan como los principales efectos de la degradación de las tierras a:

- a) Daño al ambiente y deterioro de los recursos naturales ;
- b) Disminución de la productividad del suelo ;
- c) Perturbación de los regímenes hídricos ;
- d) Pérdida de la diversidad biológica ;
- e) Problemas en la salud humana, entre los más importantes.

2.1.1 Degradación de suelos en México

Se considera que en México hay extensas zonas afectadas por la degradación como lo podemos observar en el siguiente cuadro :

Cuadro 1. Porcentaje de erosión hídrica de los suelos de México (Oropeza Mota, 1995, citado en SEMARNAP, 1996).

CLASE DE EROSION	SUPERFICIE	PORCENTAJE
Erosión no manifiesta	39'718,300	20.4
Erosión leve	50'708,258	26.0
Erosión manifiesta	72'352,273	37.0
Erosión severa	23'536,790	12.0
Erosión muy severa	8'972,622	4.6

CONAZA (1993) considera a Jalisco uno de los estados con mayor porcentaje de erosión severa, y el segundo del país con más superficie afectada con una superficie superior al 44% que equivale a 35 567 km² del total de su territorio, mientras que SEMANRNAP, *et al.* (1996), refieren que la superficie afectada en Jalisco es alrededor del 80%.

Cuadro 2. Porcentaje de niveles de erosión hídrica en el Estado de Jalisco (Dirección Gral. de Conservación del suelo y agua, 1984 citado en SEMARNAP, 1996)

Nivel	Porcentaje	
	1984	1996
Erosión ligera	15	27.42
Erosión moderada	41	21.10
Erosión alta	26	19.83
Erosión severa	18	25.03
Total	85	80.13

2.1.2 Degradación de suelos en el bosque La Primavera :

El bosque La Primavera geológicamente es muy frágil por su origen volcánico-tectónico, su morfología y por el tipo de roca fácilmente erosionable, como es el caso de la toba y el pómez. A nivel edáfico, los suelos son poco desarrollados (entisoles) por lo que se erosionan fácilmente, al tener poca capacidad de formar agregados, encontrándose solamente en menos del 1% de la zona, valores permisibles de pérdida del suelo, mientras que en el 7% las pérdidas son de carácter irreversible (Curiel *et al.*, 1996).

Curiel *et al.* (1996) consideran que las variaciones de la cobertura vegetal y la topografía son los valores que con mayor porcentaje se relacionan con las áreas degradadas, con respecto a la vegetación manifiesta un grave deterioro debido principalmente a la eliminación directa e indirecta de la de la cobertura,

manifestándose esto en los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo por actividades desarrolladas a través de limpieas y quemas en la agricultura y ganadería; los incendios impactan severamente la zona pues en épocas de estiaje se han llegado a quemar hasta cerca de 4, 000 ha, afectándose principalmente los estratos herbáceo y arbustivo.

Cuadro 3. Tipos de roca presentes en el bosque La Primavera y su grado de resistencia a la erosión (Curiel *et al.*, 1985)

Roca	Superficie (%)	Grado de resistencia a la erosión
Toba	46	Baja
Pómez	34	Baja
Riolita	10	Alta
Obsidiana	8	Alta
Basalto	2	moderada

Curiel *et al.* (1996) presenta por orden de importancia los problemas de degradación en ésta zona forestal: a) erosión hídrica. Con más del 90% de la superficie en el nivel de moderado y alto; b) degradación biológica. 80% de la superficie del bosque tiene valores menores del 2% de materia orgánica; c) Degradación Física presente en un 40% del bosque; d) degradación química limitada al área geotérmica.

2.2 Restauración de suelos

Harker *et al.* (1993) definen el término **restauración** como un esfuerzo para imitar a la naturaleza en toda su complejidad y arquitectura, partiendo de un sistema degradado que incluye la diversidad y productividad. Esto puede involucrar tanto el restablecimiento de un ecosistema, como el control de la contaminación del aire, la prevención de la lluvia ácida, o la protección de hábitat para animales silvestres.

La restauración puede implicar el crecimiento vegetal sobre el suelo desnudo o dañado (por ejemplo minas abandonadas), o la replantación de un bosque, el factor más importante para el éxito es comprender que la restauración requiere mucho tiempo antes de que la comunidad natural llegue a establecerse.

2.2.1 Métodos utilizados en restauración de suelos.

Los métodos utilizados para la restauración varían tanto como los tipos de ecosistemas conocidos, así como del grado de conocimiento de los mismos y del avance tecnológico alcanzado hasta el momento de la restauración.

La información que es necesario recabar para restaurar suelos degradados es la siguiente : 1) definir el número y composición de especies de plantas a restaurar ; 2) tamaño del área, estructura de la vegetación, 3) tipo de

comunidad se va a establecer ; 4) reflejar la biota local, composición y recursos. El éxito de ésta acción se aumenta cuando son usados los recursos y materiales locales por lo cual es recomendable seleccionar las especies en base a referencias bibliográficas, consultas con expertos locales y mediante el análisis de comunidades similares (Harker, 1993).

2.3 Coberturas Vegetales

El manejo de las coberturas vegetales es la clave para la restauración de suelos degradados, debido a que de la carpeta vegetal depende en gran medida el establecimiento de la sucesión de la comunidad (Flores y Gerez, 1994). Las investigaciones sobre el papel que desempeña la cubierta vegetal en la conservación del potencial productivo del suelo ha aportado herramientas útiles para que este recurso tenga un uso sostenible mediante la selección de estrategias para el control de la erosión, mediante coberturas vegetales. Así, en las tres últimas décadas se ha venido enfatizando el control de la erosión mediante el establecimiento de coberturas vegetales con herbáceas (Skerman, *et al.*, 1991).

FAO (1980) recalcó que la vegetación es uno de los factores más importantes a considerar en cualquier programa de manejo y preservación de suelos. Bradshaw y Chadwick (1980) señalaron que uno de los componentes comunes de todo esquema de manejo y restauración de suelos es el uso de coberturas permanentes

con pastos y leguminosas, teniendo buenos resultados en un tiempo corto. Se sugiere además utilizar herbáceas perennes protegiendo el recurso por más tiempo.

El empleo de la flora es actualmente una de las principales ecotecnias de restauración de ecosistemas; sin embargo, en las áreas con suelos degradados existen pocas posibilidades para que se lleguen a implantar especies que ayuden a rehabilitar este tipo de suelos (Villalpando, 1986). Skerman, *et al.*, (1991) señalan los requisitos generales de los cultivos protectores de suelos erosionados como son: fácil establecimiento y con capacidad para soportar deficiencias de agua, nutrimentos minerales. La dificultad para establecer coberturas vegetales en este tipo de suelos, lleva a la selección de especies con capacidad de soportar limitantes ambientales, en los cuales otro tipo de especies no podrían sobrevivir (Bradshaw, 1980 ; Grime, 1982).

De acuerdo con Curiel *et al.* (1996) la vegetación juega un papel muy importante para amortiguar los efectos erosivos de la lluvia (el valor de la erosividad de la lluvia en el Bosque es en promedio de $300 \text{ MJmm ha}^{-1} \text{ hora}^{-1} \text{ año}^{-1}$, considerado como erosividad moderada, Sánchez, 1988).

Dissmeyer y Foster (1981) obtuvieron un procedimiento para estimar el efecto del manejo de la cobertura, llamado factor "C", para incluirlo en la Ecuación Universal de pérdida del suelo, y demostraron que la vegetación tiene la capacidad de reducir los efectos agresivos de la lluvia, y que dicho efecto depende del tipo de cobertura

vegetal a manejar. Curiel (1989), obtuvo el valor "C" (cobertura vegetal y manejo) para el cultivo de maíz en el municipio de Zapopan, Jal., demostrando que la mejor protección al suelo radica en la cobertura de la hojarasca (C = 0.01) y no en la de las copas de los árboles (C = 0.55). En el caso de los pastos el valor es semejante al de la hojarasca.

Cuadro 4. Factor C para praderas permanentes, tierras ociosas y zonas forestales que han sido pastoreadas, quemadas o recientemente taladas (Dissmeyer y Foster, 1981).

Cobertura Vegetal Tipo	%	Tipo	Cobertura del Suelo en porcentaje					
			0	20	40	60	80	95
Dosele		G	0.45	0.20	0.10	0.04	0.01	0.003
		W	0.45	0.24	0.15	0.09	0.04	0.011
Maíza o matorral corto	25	G	0.36	0.17	0.09	0.04	0.01	0.003
		W	0.36	0.20	0.10	0.08	0.04	0.011
	50	G	0.26	0.13	0.07	0.03	0.01	0.003
		W	0.26	0.16	0.11	0.07	0.04	0.011
	75	G	0.17	0.10	0.06	0.03	0.01	0.003
		W	0.17	0.12	0.09	0.06	0.04	0.011
Matorral o arbustos altos	25	G	0.40	0.20	0.09	0.04	0.13	0.003
		W	0.40	0.22	0.14	0.09	0.04	0.011
	50	G	0.34	0.16	0.08	0.04	0.01	0.003
		W	0.34	0.19	0.13	0.08	0.04	0.011
	75	G	0.28	0.14	0.08	0.03	0.01	0.003
		W	0.34	0.19	0.13	0.08	0.04	0.011
Arboles	25	G	0.42	0.19	0.10	0.04	0.01	0.003
		W	0.42	0.23	0.14	0.09	0.04	0.011
	50	G	0.39	0.18	0.09	0.04	0.01	0.003
		W	0.39	0.21	0.14	0.09	0.04	0.011
	75	G	0.36	0.17	0.09	0.04	0.01	0.003
		W	0.36	0.20	0.13	0.094	0.01	0.011

W = hoja ancha, G = hoja angosta % = porcentaje de cobertura

En el cuadro 4 se observa que con 95% de cobertura al suelo, que es la que dan las especies herbáceas se disminuye la fuerza erosiva de la lluvia hasta en un 97%.

En 1985, Curiel calculó experimentalmente el valor "C" para el bosque La Primavera, determinando que la vegetación con cobertura cercana al suelo tiene la

capacidad de disminuir en un 96% aproximadamente las fuerzas erosivas de la lluvia. Cabe señalar que la degradación hídrica está fuertemente correlacionada con los tipos y porcentajes de cobertura vegetal que se presentan en estos suelos degradados, ya que entre mayor porcentaje de cobertura al suelo se tenga es menor la tasa de pérdida de suelo (Pérez y Curiel, 1990).

2.3.1 Especies utilizadas para recuperar suelos

Los cultivos de cobertera constituyen una práctica vegetativa cuya finalidad es formar y establecer una cubierta vegetal para conservar y proteger el suelo (Garduño *et al.*, 1977), siendo los pastos y leguminosas los principales cultivos de cobertera utilizados (Sengupta, M. 1993). Entre las más utilizadas se encuentran las diferentes especies de gramíneas y leguminosas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Especies de gramíneas y leguminosas más utilizadas para restauración de suelos.

Familia	Nombre científico
Gramíneas	<i>Paspalum notatum</i>
	<i>Cynodon plectostachyus</i>
	<i>C. dactylon</i>
	<i>Bromus sp.</i>
	<i>Panicum sp.</i>
	<i>Chloris gayana</i>
	<i>Penisetum purpureum</i>
Leguminosae	<i>Desmodium sp.</i>
	<i>Centrocema pubescens</i>
	<i>Medicago sativa</i>
	<i>Phaseolus atroporoureo</i>

Mahler y Walther (1990), utilizaron cerca de 200 especies para rehabilitar una porción de la parte central de Texas, considerando las plantas herbáceas perennes para un primer establecimiento de la vegetación, dominando las gramíneas, compuestas y leguminosas. Las especies que sobresalen por su capacidad de restauración fueron: *Aristida sp.*, *Bouteloua pectinata*, *Panicum capillare*, *Sporobolus sp.*, *Lupinus sp.* y *Mimosa sp.*

2.4 Elección de Especies

La elección de las especies a utilizar es importante, pues de esto depende el éxito de su establecimiento. Se pueden elegir desde arbustos bajos hasta herbáceas

perennes que sean capaces de crecer en condiciones limitantes de humedad y de sustrato, así como en ausencia total de suelo (Garduño *et al.*, 1977; Mahler y Walther, 1990 ; López *et al.*, 1994).

Bradshaw y Chadwick (1980) consideran que las especies que se implantarán en zonas degradadas, deberán tolerar condiciones extremas, tales como estrés por sequía, baja disponibilidad de nutrientes y suelo sin estructura. Otras características ambientales que también encontramos en este tipo de suelos son deficiencias de nutrientes, vientos fuertes y secos, cambios bruscos de temperatura y la presencia de sales y sustancias tóxicas (Curiel, 1989). Este tipo de ambientes ha conducido a que diferentes especies desarrollen características morfológicas y fisiológicas que les permiten adaptarse a tales condiciones adversas (Pimienta *et al.* 1993). La selección de especies con rasgos xeromórficos es más satisfactoria en ambientes con déficit de humedad (Quizenberry, 1987).

Grime (1982) indicó que las plantas pueden diferir en cuanto a la susceptibilidad a restricciones lo que puede ejercer efectos diferentes sobre la composición de las comunidades, entre las principales restricciones tenemos: falta de luz y agotamiento de nutrientes en el suelo (que son inducidas por la misma planta); hábitats productivos que como consecuencia del agotamiento de recursos se inducen reacciones en las plantas que les permitan maximizar la adquisición de recursos; hábitats improductivos en donde hay que inducir el establecimiento de plantas que sean capaces de tolerar las restricciones predominantes.

Entre las principales causas que producen el disturbio está la destrucción parcial o total de la vegetación. La perturbación puede variar según la intensidad del daño desde una desintegración de la hojarazca por microorganismos hasta un daño severo por erosión (Grime, 1982).

2.4.1 Características agronómicas

En el Colegio de Postgraduados (1977) toman en cuenta los siguientes criterios de elección de plantas para rehabilitar suelos degradados : Capacidad para desarrollarse con una participación mínima del hombre y al menor costo. La intervención humana debe limitarse a obtener un número elevado de semillas e implantarlas con métodos sencillos y económicos que aseguren su permanencia en el lugar.

Villalpando (1986) toma en cuenta los siguientes rasgos morfológicos y fisiológicos de las plantas a utilizar en áreas con degradación de suelos :

1. Resistencia a cambios bruscos de humedad y temperatura, sobre todo a periodos de sequía.
2. Bajos requerimientos de nutrimentos minerales, en particular de nitrógeno.

3. Alta capacidad para crecer rápidamente en condiciones limitadas de recursos en el suelo.
4. Alta capacidad de exploración del suelo por las raíces.
5. Buen desarrollo foliar..
6. Alto aporte de biomasa.
7. Alto potencial para producción de estructuras reproductivas sexuales y asexuales (semillas y estolones)

Los factores externos que limitan la cantidad de materia vegetal se clasifican en 1) restricciones ; que incluyen a los fenómenos que limitan la producción fotosintética y que incluyen la baja disponibilidad de luz, agua y nutrientes minerales ; 2) perturbaciones ; que consideran a la destrucción parcial o total de la biomasa, en hábitats altamente degradados. El efecto de las restricciones continuas y severas evitan una recuperación rápida de la vegetación. Las reacciones de las plantas hacia estos factores puede inducir a las plantas a que tengan, floración infrecuente, retención y lenta transferencia del carbón, nutrientes minerales y agua (Grime, 1982).

Debido a que en hábitats estériles o improductivos se presenta una deficiencia en nitrógeno y fósforo principalmente, las plantas tolerantes a las restricciones retienen más tiempo los nutrientes minerales captados en lugar de maximizar la tasa de adquisición de éstos. Otro tipo de plantas tolerantes a las restricciones pero que utilizan otros mecanismos de adaptación como : rendimiento vegetativo bajo, alta

producción de semillas y una reducción en su ciclo de vida son las plantas ruderales (Cuadro 6) (Grime, 1982).

Cuadro 6. Algunas características de las plantas tolerantes a las restricciones y ruderales (Grime, 1982).

CARACTERÍSTICAS	TOLERANTES A RESTRICCIONES	RUDERALES
Formas de vida	Líquenes, herbáceas, arbustos y árboles	Herbáceas
Forma de hoja	A menudo pequeñas, aciculares o coriáceas	variadas a menudo mesomórficas
Duración de la fase establecida	Larga-muy larga	Muy corta
Fenología de la hoja	Diversos patrones de producción foliar	Producción foliar corta
Fenología de la floración	Floración infrecuente con ciclo de vida largo	Alta frecuencia de floración
Proporción de biomasa destinada a semillas	Pequeña	Grande
Estrategia regenerativa	Vegetativa, banco persistente de plántulas	Estacional con numerosas semillas que persisten
Máxima tasa potencial relativa de crecimiento	Lento	Rápido
Adaptación en fotosíntesis, nutrición mineral y vigor ante los cambios de luz, temperatura y suministro de agua	Fuertemente desarrollada	Desarrollo débil

2.4.2 características anatómico-fisiológicas

Parsons (1987) y Killiam (1994) reportan los siguientes rasgos morfológicos y fisiológicos como característicos de especies que se desarrollan en ambientes en donde el agua es un factor limitante. Entre los rasgos morfológicos destacan : tamaño reducido del brote ; incremento de la masa radical ; células más pequeñas ; paredes celulares gruesas; número bajo de estomas ; en los fisiológicos destacan: tasas bajas de transpiración ; fotosíntesis rápida ; acumulación de biomasa ; metabolismo fotosintético del tipo CAM y C-4 ; y floración prematura.

La capacidad de la planta para resistir un factor desfavorable es conocida como resistencia al estrés (Golberg *et al.*, 1991), la probabilidad de que un cultivo sobreviva y se reproduzca en un ambiente en particular es llamado adaptación (Kramer, 1980). Sojka *et al.*, (1981) y Kozlowski (1983) señalan que desde el punto de vista agronómico, la resistencia a la sequía es la habilidad de un cultivo para desarrollarse y rendir satisfactoriamente en áreas sujetas a estrés hídrico. Habilidad que implica respuestas de tipo fisiológico, morfológico, anatómico, fenológico y bioquímico.

Mahler y Walther (1990) tanto en comunidades naturales como agrícolas, las condiciones ambientales rara vez son optimas para el crecimiento de las plantas, tales como la disponibilidad de agua y nutrimentos. La sequía es probablemente uno de los estreses más limitantes para el desarrollo de las plantas y, cuando están sujetas a la falta de agua, desarrollan mecanismos tales como la tolerancia a la sequía (Bolhar-Nordemkapf y Draxler, 1993).

Turner (1979) menciona la clasificación de los mecanismos de resistencia a la sequía :

1. Escape a la sequía

- a) Desarrollo fenológico rápido
- b) Plasticidad en el desarrollo

2. Tolerancia a la sequía con altos potenciales hídricos

a) Reducción de la pérdida de agua

- Incremento de la resistencia estomatal y cuticular
- Reducción de la radiación absorbida
- Reducción del área foliar

b) Manteniendo la absorción del agua

- Incremento de la densidad y profundidad radical
- Incremento de la conductancia de la fase líquida

3. Tolerancia a la sequía con bajos potenciales hídricos

a) Mantenimiento de la turgencia

- Ajuste osmótico
- Incremento en la elasticidad celular
- Disminución del tamaño de la célula

b) Tolerancia a la desecación

- Tolerancia citoplásmica

Las plantas con déficit de agua se adapta presentando amplio sistema radical, hojas pequeñas, tricomas, estomas en criptas epidérmicas, y capas cuticulares gruesas (Garcidueñas y Rovalo, 1985).

2.4.2.1 Tipos de metabolismo fotosintético

Kamen (1963) define la fotosíntesis como una serie de procesos en los cuales la energía electromagnética se convierte a energía química libre que puede ser utilizada para la fotosíntesis. Esta energía es atrapada por pigmentos de las plantas (clorofilas y carotenoides) y usada para reducir el CO_2 atmosférico a azúcares, los que al oxidarse liberan la energía que se requiere para el crecimiento y mantenimiento de los organismos (Ward y Woolhouse, 1986).

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas nos proveen nuestra principal fuente de alimentos a través de la conversión del bióxido de carbono en agua, carbohidratos y oxígeno (Salisbury, 1988). Las tasas fotosintéticas de las especies varían de acuerdo al tipo de metabolismo fotosintético y al ambiente en que se desarrollan las especies vegetales.

Metabolismo fotosintético tipo C-3.

En este tipo de metabolismo el CO_2 difunde desde la atmósfera del mesófilo, **través de los estomas como ruta de movimiento usando los espacios intercelulares y es absorbido por todas las superficies celulares hasta que alcanza los cloroplastos, principalmente los que se localizan en la capa de parénquima de empalizada (Bidwell, 1979). Al llegar a los cloroplastos una molécula de bióxido de carbono reacciona con**

una molécula de 1,5 ribulosa difosfato o RuDP acción catalizada por la enzima RuBDP (RUBISCO). Por cada molécula de CO₂ fijado se forman dos moléculas de ácido fosfoglicérico (3-PGA). Por cada 6 moléculas de 3-PGA que se forman una se emplea producción de sacarosa y cinco se utilizan para regenerar el aceptor (RUBISCO) y éstas puedan actuar otra vez como aceptores del bióxido de carbono (Salisbury y Ross, 1978) ; todo el ciclo C-3 ocurre en el estroma de los cloroplastos.

Con seis vueltas del ciclo, seis moléculas de CO₂ son fijados y una hexosa fosfato es sintetizada. El ciclo requiere dos moléculas de NADPH (una por cada 3-PGA formado) y tres moléculas de ATP por CO₂ fijado. Un ATP es requerido para la reducción de cada una de las dos moléculas de 3-PGA y un tercer ATP para convertir la ribulosa 5-P para formar ribulosa 1,5 difosfato (Salisbury y Ross, 1978).

Metabolismo fotosintético tipo C-4

Kortschak (1965) descubrió la vía de fotosíntesis C-4 en la caña de azúcar. En esta vía la fotosíntesis es usualmente rápida y eficiente. El primer producto de la fotosíntesis no es el 3-PGA, sino el ácido málico o ácido aspártico, que son compuestos de 4 carbonos.

En las plantas C-4 las moléculas aceptoras de CO₂ es el fosfoenolpiruvato (PEP). En el mesófilo de la hoja, cuando una molécula de bióxido de carbono reacciona con una molécula de PEP (catalizada por la PEP carboxilasa) se forma un

ácido orgánico conocido como el oxalacetato, que después es reducido a ácido málico o ácido aspártico. La mayoría del bióxido de carbono es rápidamente transferidos la vía de los plasmodesmos a las células del haz de la vaina donde es descarboxilado formando un compuesto de 3 carbonos y liberando CO₂, el cual es asimilado y reducido fotosintéticamente por las reacciones del ciclo de Calvin similar al metabolismo C-3 (Salisbury, 1988).

El compuesto de tres carbonos se transporta de regreso al citosol del mesófilo como piruvato, fosfoenopiruvato o alanina, dependiendo de la especie; tanto el piruvato como la alanina después son convertidos a fosfoenopiruvato para actuar de nuevo como aceptores de bióxido de carbono.

Las enzimas fotosintéticas contenidas en las células del mesófilo son diferentes a las enzimas de la vaina del haz vascular debido a que las dos zonas celulares tienen diferentes funciones por lo que la anatomía especializada de las plantas C-4 provee la compartimentalización espacial requerida para los dos grupos separados de reacciones y es por lo tanto un componente esencial en la fotosíntesis de estas especies (Brown, 1975; Kemp, *et al.*, 1983).

En las plantas C-4 es de gran importancia la presencia de la enzima PEP carboxilasa ya que puede iniciar la fotosíntesis a niveles relativamente bajos de CO₂. La enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa, que cataliza la reacción es capaz de actuar a niveles más bajos que a los que funciona la ribulosa difosfato carboxilasa que es la

fuerza de fijación del CO₂ en las plantas C-3 (Oguro, *et al.*, 1985). Entonces el significado de la fotosíntesis C-4 parece ser como un mecanismo que reduce la fotorespiración (que es un consumo de O₂ y un desprendimiento de CO₂ en células fotosintéticas y que aumenta con la intensidad de la luz) debido a que estas plantas son capaces de volver a fijar el CO₂ desprendido de la fotorespiración (Kramer, 1980).

2.4.3 Aspectos ecofisiológicos de las plantas C-3 y C-4

Las principales especies de C-4 son de origen tropical y ocurren naturalmente en aridez o en ambientes fisiológicamente secos, con temperaturas altas (35° a 45° C) para la fotosíntesis y crecimiento son más altas que para la mayoría de las especies C-3, esto generalmente origina que las especies C-4 se adapten a climas secos o calientes (Longstreth, *et al.*, 1980). En ambientes semiáridos las especies C-3 y C-4 responden en forma diferente a la radiación solar, ya que mientras las C-3 tienen tasas de saturación de fotosíntesis con menores cantidades de dióxido de carbono, las especies C-4 continúan fotosintetizando, como resultado de la disminución de la resistencia estomática con el incremento de la iluminación, sin embargo en climas templado y bajo condiciones de sombra son más eficientes las especies C-3 (Ludlow *et al.*, 1974). Muchos factores afectan la fotosíntesis: H₂O, CO₂, luz, nutrimento y temperatura, a altas temperaturas (arriba de 30° C) la eficiencia de las plantas C-3 decrece debido a fotorespiración, lo que no ocurre con las C-4 ya que su fotorespiración no es detectable y en altas temperaturas su eficiencia aumenta

(Saisbury, 1988). La disponibilidad de agua está considerado como el factor limitante más importante para la productividad vegetal. Cuando hay falta de agua la planta se estresa ; la expansión celular es retardada y se reduce el crecimiento. Los estomas se cierran y la entrada de CO₂ es restringida (kramer, 1980).

La temperatura es otro factor que limita la tasa fotosintética de las plantas. Las especies C-4 se desarrollan mejor en temperaturas que oscilan entre los 35° y 50° C, mientras que las especies C-3 en temperaturas que varían entre 15° y 30° C (Ludlow, 1974). Sin embargo arbustos C-3 de zonas áridas y semiáridas toleran temperaturas similares a las de las especies C-4 ; también encontramos especies C-4 que soportan temperaturas bajas de hasta -5° C y ésta tolerancia aparentemente está asociada con la estabilidad de la membrana celular (Taylor y Rowley, 1971). La tolerancia a las altas temperaturas y su sensibilidad a las bajas temperaturas probablemente explican porque las especies C-4 se restringen principalmente a los trópicos y subtrópicos.

Las plantas C-4 tienen potencialmente las más altas tasas de fotosíntesis foliar de todas las plantas, si el abastecimiento de agua y nutrimentos son los adecuados y la temperatura óptima. En áreas con veranos lluviosos como en los trópicos y subtrópicos, las gramíneas C-4 tienen altas tasas fotosintéticas y de crecimiento con alta producción de materia seca, debido a que tienen un uso eficiente del agua. Esto las ayuda a sobrevivir en regiones semiáridas con lluvias bajas o intermitentes, si necesitan una mínima cantidad de fijación de carbono para florecer,

producción de semillas anuales o la formación de brotes con letargo y material de reserva en las perennes (Larcher, 1977).

La diferencia en los tipos de metabolismos fotosintéticos en las plantas C-3 y C-4 está dada principalmente por diferencias anatómicas (Dengler et al. 1994). Muchas especies C-4 son monocotiledoneas especialmente las gramíneas, aunque unas 300 son dicotiledoneas, considerando que existen alrededor de 285,000 especies de plantas con flor y la presencia de plantas C-4 en 4 % de éstas han sido investigadas más profundamente, debido principalmente por su importancia económica y porque a altas intensidades de luz y temperatura pueden fotosintetizar más rápidamente y producir mayor biomasa que las plantas C-3. Las plantas con metabolismo C-3 y C-4 muestran diferente anatomía y fisiología de la fijación de CO₂ en sus hojas, ésta diferencia se encuentra en que las C4 tienen células llamadas de la vaina del haz y que no se encuentran presentes en las C3. Los patrones C4 se encuentran principalmente en plantas con ambientes de altas temperaturas y condiciones deficitarias de agua (Boljar-Nordenkampf y Draxler, 1993), lo que las hace altamente productivas en este tipo de ambientes (Nobel, 1991).

Otro aspecto importante en la fisiología de las plantas son los patrones fotosintéticos que utilizan para hacer frente a las condiciones ambientales. Las plantas con metabolismo C-4 muestran altas tasas fotosintéticas lo que las hace muy productivas en zonas con altas temperaturas y humedad limitante. En este aspecto las plantas C-4 presentan mejores posibilidades para sobrevivir en condiciones

ambientales adversas, que las plantas con patrón C-3, ya que éstas últimas requieren tener condiciones de humedad (40 % de humedad relativa) y temperaturas templadas (18° a 21° C) para tener alta productividad, (Salisbury, 1988).

En años recientes el metabolismo C-4 ha sido asociado con una anatomía, fisiología, y características bioquímicas específicas (Hatch, *et al.*, 1971). Las plantas que muestran este tipo de fotosíntesis son principalmente monocotiledoneas y algunas pocas dicotiledoneas. La vía ha sido encontrada en miembros de al menos 13 familias, 117 géneros y 485 especies de angiospermas (Salisbury, 1988). Las gramíneas que muestran este metabolismo pertenecen a las subfamilias *Panicoideae*, y *Eragrostoideae*, de la familia *Gramineae* (Smith y Brown, 1973); encontramos estas especies desde el trópico húmedo hasta zonas frías, y la gran mayoría se encuentra en trópicos secos semiáridos, caracterizados por tener alta radiación solar, temperaturas, lo cual causa evaporación elevada durante el día y por consiguiente estrés hídrico (Cooper, 1970). Estas áreas presentan variaciones en su estación lluviosa con predominancia durante el verano, con corta duración de humedad que es uno de los factores que más importantes que limitan el crecimiento de las plantas (Cooper, 1970 ; Villalpando y García, 1993).

4.2.4 Productividad

Las tasas de productividad en las plantas C-4 son más altas que las C-3, sin embargo, éstas últimas pueden ser tan productivas como las primeras en condiciones ambientales optimas. Cuando las cantidades de CO₂ son muy bajos los estomas casi se cierran como resultado del estrés por falta de agua, las plantas C-4 pueden mantener tasas altas de fotosíntesis en estas condiciones en las cuales las plantas C-3 sufrirían severos daños (Leegood, 1993); generalmente tienen altas tasas fotosintéticas, las plantas del desierto tienen el metabolismo denominado CAM (Metabolismo Acido de las Crassulaceas) (Larcher, 1977).

Sólo una fracción de los productos de la fotosíntesis permanecen en su sitio de producción, en las hojas totalmente desarrolladas, la mayoría se transportan a otros órganos y son usados para formar nuevos tejidos, células, en el mantenimiento de éstos o depositados como productos de reserva. Una cierta parte es siempre perdida a través de la respiración durante el transporte y el sitio final de almacenamiento (Larcher, 1977).

Cuando la hoja es muy joven, los productos fotosintéticos importados de otras partes de la planta son los que ayudan a construir su estructura, pero tan pronto llegan a sostenerse ellas por si mismas, en un tiempo corto comienzan a exportar sus asimilatos. La exportación de las hojas es dirigida principalmente hacia centros de

crecimiento activo, tales como las hojas en desarrollo, las puntas de las raíces o ápices de tallos, pero después muchos de estos asimilatos transportados se vierten a órganos de almacenamiento tales como frutos, órganos y tubérculos (Salisbury, 1988).

Lush y Evans (1974) encontraron que hay una exportación más rápida de fotosintatos en plantas C-4 que en C-3 lo cual podría estar asociada a el tipo fotosintético C-4 . Las diferencias estructurales en las células del parénquima puede estar involucrado en las diferencias en la traslocación de fotosintatos por tener un contacto más directo entre las células del haz de vaina y el tejido vascular. En plantas C-4 la exportación de estos fotosintátos necesitan un umbral de luminosidad para que se mantenga el gradiente de concentración favorable entre las células de la vaina y las del floema, lo cual no es necesario para las especies C-3. Otra característica relevante es la adaptación al frío ya que las plantas mejor adaptadas retienen menos fotosintatos en sus hojas durante las noches frías (ferris, 1996).

Crookston y Moss (1974) estudiaron la distancia intervenal entre plantas C-3 y C-4, en donde las C-4 al tener más haces vasculares en el mesófilo (C-4 con 7 hileras, C-3 con 2 hileras) tendrían un arreglo más eficiente para un rápido transporte de productos fotosintéticos ; Gallaher *et. al.* (1975) midieron la cantidad de floema por unidad de área foliar encontrando que quizá esté relacionado con una mayor eficiencia en la traslocación de fotosintatos en plantas C-4, además de un buen desarrollo de las células de la vaina del haz. Algunos reportes como el realizado por

Teare *et al.* (1973) muestran que las diferencias en la frecuencia de estomas, células epidérmicas y frecuencia de las células del mesófilo (empalizada) son características heredadas.

Pimienta *et al.*, (1987), estudiaron los principales eventos fenológicos y los patrones de acumulación de materia seca durante el desarrollo de la papita de monte (*Solanum cardiophyllum* y *S. ehrenbergii*) en zonas áridas de México. En este trabajo se investigaron los principales eventos fenológicos y los patrones de acumulación y participación de materia seca. La máxima acumulación de materia seca se registró cuando la sequía fue más intensa, por lo que la fuente principal de fotosintetizados fueron órganos de almacenamiento (tallo y estolón) ya que la sequía puede afectar la fotosíntesis foliar.

2.4.5 Adaptaciones morfológicas y anatómicas foliares a la aridez.

Las plantas C-3 son principalmente dicotiledoneas y sus células del parénquima se organizan en dos tejidos distintos la capa de empalizada y el parénquima esponjoso entre los cuales hay espacios aéreos. La mayoría de las hojas de las monocotiledoneas, las células del parénquima se hayan más juntas y cada una está rodeada de una capa de células de la vaina del haz llamadas buliformes se distribuyen en todo el limbo foliar o en forma de surcos entre las venas ; también se encuentran en el mesófilo, la misión de éstas células es la de intervenir en los

movimientos higroscópicos de apertura y cierre de hojas adultas (Esau, 1976). Las especies C-4 se diferencian de las C-3 en la densidad celular del mesófilo, densidad estomática, densidad de venas, etc. (Barrett *et al.*, 1983)

La evolución de las especies en ambientes áridos se ha relacionado, en algunos casos, con características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que les permiten adaptarse a las condiciones adversas. Pocos estudios describen las características anatómicas y morfológicas, y las emplean como índices de selección y de adaptación de las especies (Sena y Kozlowski, 1988). Muchas plantas desérticas o árido-activas responden al estrés con una reducción del crecimiento de tallos y hojas (Nobel, 1991). En el curso de la evolución de las especies C-3 y C-4 han cambiado su estructura foliar de acuerdo con el desarrollo ambiental y sus funciones fotosintéticas (Ouguro, 1985).

Pimienta *et al.* (1993) realizaron un estudio en diferentes especies de *Opuntia* con el fin de caracterizar modificaciones anatómicas que han contribuido a su adaptación en ambientes áridos, encontrando que las adaptaciones principales son: cutícula gruesa, densidad baja de estomas, estomas hundidos, parénquima de pared gruesa y cristales de oxalato de calcio, en la parte dorsal del colénquima.

La densidad de estomas puede ser afectado por variables ambientales como la luz, sombra, humedad y sequía, por lo que es un importante parámetro ecofisiológico que afecta el intercambio de gases (Ferris, 1996). Ferris y Taylor (1994) encontraron que la baja densidad de estomas también puede ser una adaptación ambiental o una adaptación anatómica asociada con el grosor foliar; los efectos a largo plazo del aumento del bióxido de carbono sobre las características de los estomas puede causar incrementos o disminución en la densidad de estomas, índice foliar, densidad y tamaño de células epidermales de algunas especies, lo cual es una importante observación ya que puede ser el camino que usan las comunidades de plantas para el uso del agua y la producción de biomasa y puede ser alterado durante el próximo siglo.

Algunas plantas que se desarrollan en ambientes áridos estomas hundidos o criptas estomáticas (Esau, 1985). Esta característica aumenta la resistencia al movimiento del agua de la planta a la atmósfera, lo cual se traduce en una reducción en la pérdida del agua por transpiración (Nobel, 1991); en este mismo estudio se concluye que la presencia de estomas hundidos es un rasgo que se puede interpretar como una adaptación morfológico-fisiológica a las condiciones de sequía.

Se considera que frecuencias de estomas menores de 100 estomas por mm^2 , pueden ser indicadoras de resistencia a la sequía (Pimienta, *et al.* 1993).

2.4.5.1 Estomas

Los estomas son considerados estructuras especializadas, que regulan el intercambio de gases y por lo tanto controlan dos de los más importantes procesos fisiológicos como son la transpiración (balance hídrico y el intercambio de gases) y la fotosíntesis (León de la Luz y Fanjul, 1983 ; Mansfield *et al.*, 1990).

Según Maya y Kohashi (1976), la densidad, tamaño y disposición de los estomas, tanto en la epidermis (adaxial) (abaxial), son características que se estudian para conocer la velocidad de transpiración de la planta en relación con la baja disponibilidad de agua en el ambiente. La densidad de estomas ha sido utilizada como una característica para determinar la velocidad de transpiración y la tasa fotosintética (Nobel, 1991).

La densidad estomática también puede ser utilizada como un índice fisiológico de la intensidad de transpiración de las plantas (Roselli *et al.*, 1989).

Desde el punto de vista funcional, López (1991), encontró en morfoespecies de nopal que conforme se incrementa el número de estomas se reduce su tamaño, lo que aparentemente contribuye a la resistencia a la transpiración y la eficiencia fotosintética. Sin embargo, la disminución en la transpiración debida a una baja densidad de estomas no siempre se acompaña por la reducción en la tasa fotosintética (Quizenberry , 1987).

2.4.5.2 Cutícula

Otros componentes de la epidermis como los tricomas y la cutícula constituyen barreras bioquímicas y mecánicas que reducen la pérdida de agua (Conde, 1975). La función principal de la cutícula es reducir la transpiración. En la flora xerófita son comunes las especies con cutícula gruesa (Esau, 1985). Plmienta *et al.* (1993) reportaron estas dos características dentro de las principales modificaciones anatómicas que han contribuido a la adaptación del subgénero *Opuntia* a la aridez. Halloway citado por Gilly *et al.* (1997) indica que la cutícula protege a las plantas contra cambios físicos, químicos y biológicos; la modificación estructural, fisicoquímica y funcional de la cutícula resulta de la acción del estrés climático. Gilly *et al.*, (1997) observaron que la biosíntesis de la cutícula decrece conforme al madurar las hojas, sin embargo este cambio es temporal mientras ocurre la adaptación de las plantas, ocurriendo lo mismo para la fotosíntesis. También indican que la biosíntesis de la cutícula se activa en condiciones de ambientes con baja humedad.

2.4.5.3 Tricomas

Los tricomas son apéndices epidérmicos de forma, estructura y funciones diversas, representados por pelos protectores. También ejercen un papel protector contra la pérdida de agua y contra el exceso de radiación (Esau, 1985).

Anatomía de plantas C-3:

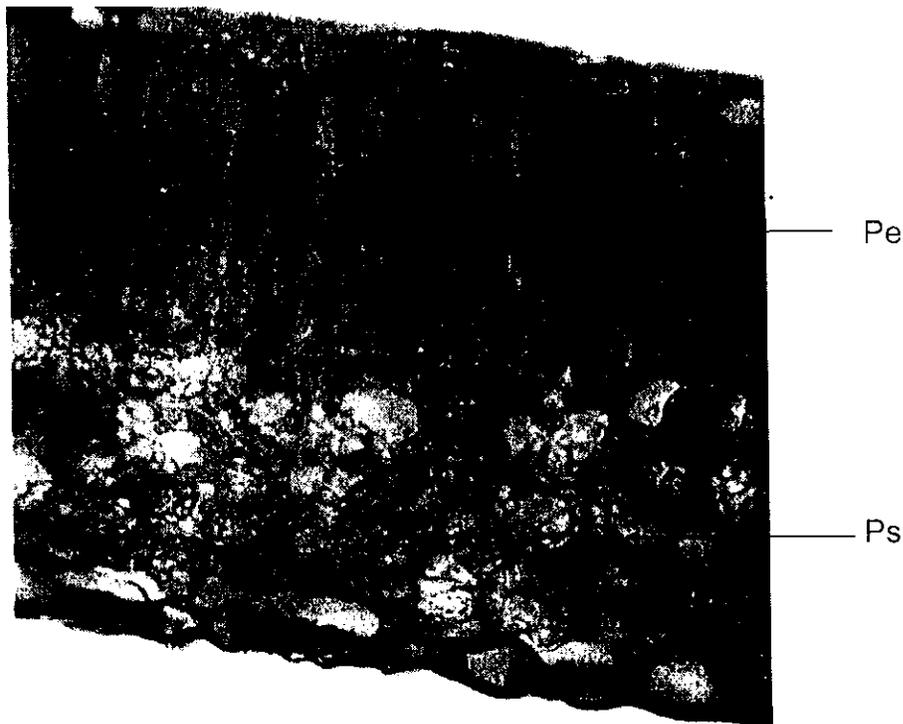


Fig. 2. Corte transversal de una hoja de leguminosa C-3, Pe (parénquima de empalizada) , Ps (parénquima esponjoso).

Anatomía de plantas C-4:

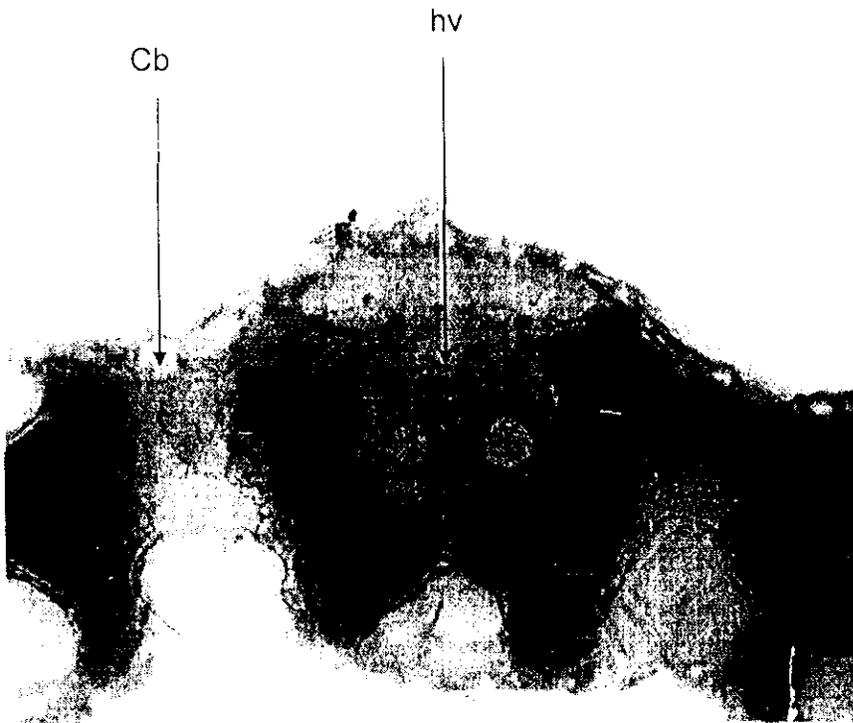


Fig 3. Corte transversal de una hoja de gramínea C-4, Cu (cutícula), hv (haz de vaina), Cb (células buliformes).

III OBJETIVOS

Objetivo General:

Evaluar la capacidad de establecimiento y desarrollo de especies herbáceas, que desarrollen cobertura rápida en suelos degradados.

Objetivos Específicos:

1.- Caracterizar e identificar las principales modificaciones morfológicas y anatómico-fisiológicas que contribuyen a la adaptación de especies herbáceas en suelos degradados del bosque la Primavera.

2.- Seleccionar las especies herbáceas que presenten rasgos anatómicos y morfológicos y fisiológicos que contribuyan a su adaptación a condiciones limitantes de agua.

HIPOTESIS

Las gramíneas y leguminosas herbáceas que desarrollan cobertura rápida en suelos degradados son aquellas que aprovechan con mayor eficiencia los recursos disponibles del suelo. Por lo que cabría esperar que dichas especies presenten adaptaciones estructurales y fisiológicas a condiciones limitantes de agua y minerales.

IV. MATERIALES Y METODOS

4.1 Localización

El bosque La Primavera pertenece a la Provincia del Eje Neovolcánico, las tiene una ubicación geográfica en las coordenadas hacia el oeste de $103^{\circ}27'10''$ y $20^{\circ}39'25''$, hacia el norte a $103^{\circ}31'50''$, hacia el oeste $103^{\circ}43'$ y $20^{\circ}36'$ y hacia el sur $103^{\circ}32'25''$ y $20^{\circ}32'34''$. La serranía es una elevación situada al centro de un conjunto de valles: Tala, Tesistán, Toluquilla, Atemajac y San Isidro Mazatepec.

4.1.1 Rasgos Físicos

4.1.1.1 Fisiografía

Por su origen el relieve es de tipo irregular, es una fisiografía considerada como la manifestación más compleja de relieves volcánicos ácidos en el Eje Neovoicánico. Las pendientes más pronunciadas se localizan en las máximas alturas y son las zonas más afectadas por la erosión, la variación de la fisiografía se manifiesta en un rango de altitud de 1,400 a 2,200 msnm, el 75% de su superficie tiene pendientes mayores al 20%.

4.1.1.2 Hidrografía

El patrón de drenaje con mayor proporción es de tipo dendrítico. Existen 20 corrientes permanentes que nacen en el bosque y que drenan hacia la cuenca del Río Ameca, Los alumbramientos naturales de agua más abundantes se dan en la zona de Agua Brava, donde nace el Río Salado. Existen en total 35 manantiales y 64 norias en su mayoría de agua caliente.

4.1.1.3 Suelos

En el área de estudio encontramos suelos del tipo regosol que son suelos procedentes de material no consolidado, con textura que van de arenosa a franco-arenosa; con una profundidad promedio de 20 cm; pobres en materia orgánica (menor del 2%) y un pH ligeramente ácido por lo que se consideran como suelos degradados (FAO, 1980). La erosión se manifiesta por cambio de uso de la tierra, en el sitio se había sembrado en años anteriores caña de azúcar, y por las constantes cortas y quemas se degradó el suelo.

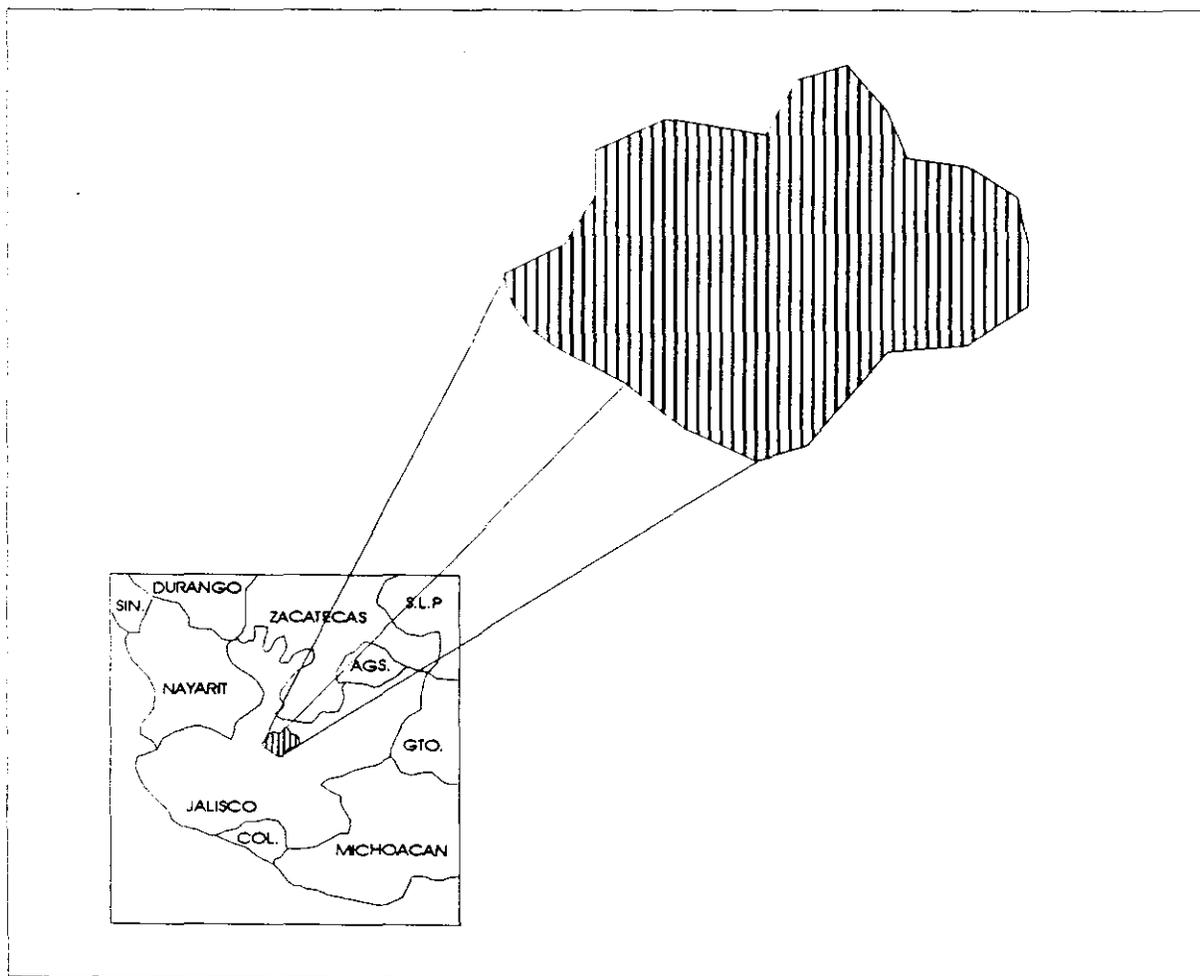
4.1.2 Medio Biótico

En el sitio de experimentación la vegetación muestra signos claros de perturbación como producto de las diversas actividades antrópicas que hasta nuestros días se han venido desarrollando, lo que ha originado la sustitución de la

flora nativa que en el lugar era de pino-encino, por el de cultivos agrícolas tradicionales como el maíz, caña de azúcar y sorgo principalmente.

4.2 Localización del Area de Estudio :

El área de estudio esta ubicada en el rancho La Lobera, que se localiza entre las coordenadas 103 39' longitud oeste y 20 38' latitud norte, a 4 km del poblado de Tala, Jalisco al noroeste del Bosque La Primavera (Fig. 4).



4.3 Climograma del año de estudio

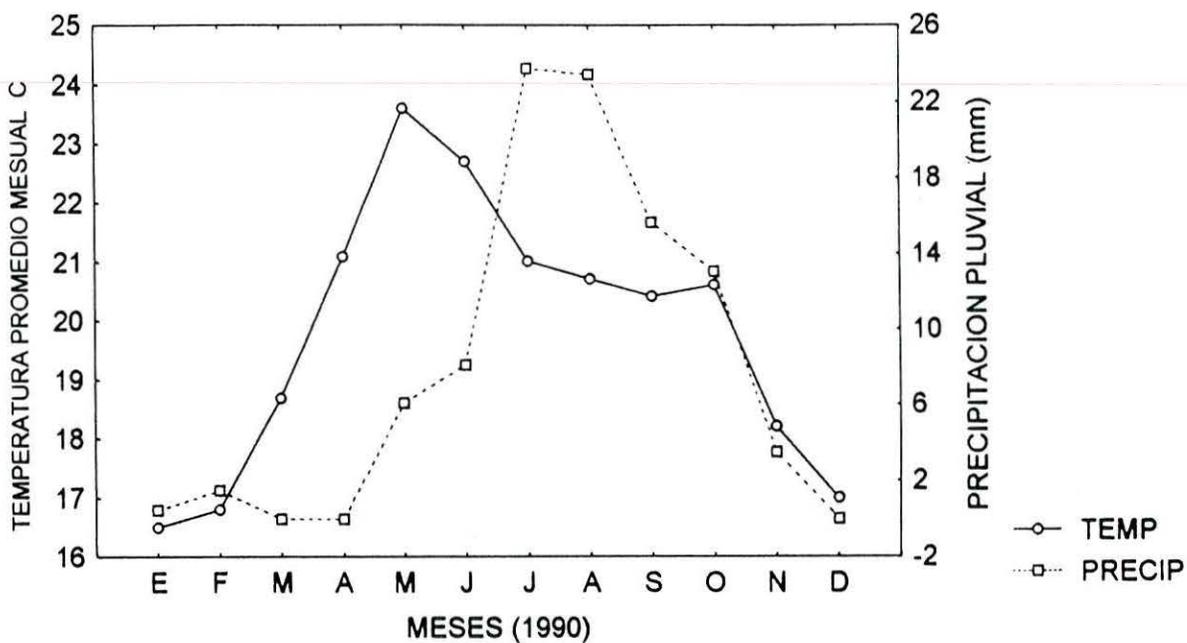


Fig. 5. Variación estacional de la temperatura promedio (-) y la precipitación pluvial mensual (- -) registradas en el área de estudio.

Esta área de estudio fue elegida, debido a que representa una área con suelos desnudos de baja fertilidad, característicos de los suelos degradados de la zona. Se presentan suelos regosoles con textura arenosa por lo que la capacidad de campo es baja al tener alta infiltración y poca retención de humedad. Son suelos infértiles ya que la cantidad de arcillas y materia orgánica son muy bajas (0.2 %).

La profundidad del suelo en este sitio varió de 0 a 30 cm en lugares con pendientes del 30%.

4.4 Colecta de especies con potencial para su desarrollo en suelos degradados

Se realizaron recorridos en el bosque La Primavera durante el periodo de Julio a Noviembre de 1989 para localizar especies herbáceas con potencial para rehabilitar suelos degradados tomando en consideración los atributos que se alistan a continuación :

- a) Que crecieran en terrenos degradados,
- b) Que fueran abundantes,
- c) Con alta producción de semillas,
- d) Perennes, rastreras, amacolladas o estoloníferas

Se realizaron colectas de 21 plantas que mostraron los atributos mencionados, para la determinación taxonómica de los ejemplares botánicos. Posteriormente se

colectó semilla para determinar el porcentaje de germinación de cada especie y para su siembra en campo.

4.5 Determinación del porcentaje de germinación

Una vez identificadas las plantas colectadas se determinó el porcentaje de germinación de las semillas de 21 especies en cajas Petri, colocando 100 semillas por caja de cada una de las especie seleccionadas con 3 repeticiones. Para romper el letargo de las semillas de gramíneas se trató con nitrato de potasio (0.2%) y para escarificar las semillas de leguminosas se usó nitrato de calcio (0.4%) durante 24 horas (A. O, 1986). Posteriormente se sumergieron en una solución de cloro (15%) y solución de yodo (10%) para prevenir la contaminación por microorganismos. La temperatura se mantuvo a 28°C con humedad constante. Como sustrato se utilizó carlita.

4.6 Evaluación del crecimiento de las especies colectadas

Para registrar el crecimiento de las especies colectadas, se estableció en el bosque La Primavera en el ciclo Primavera-Verano 1990, un experimento utilizando un diseño en bloques al azar con 21 tratamientos (especies) 4 bloques y 10 repeticiones. El tamaño de la parcela experimental fue de 2.5 m X 3.5 m, con una

parcela útil de 1 m². Las semillas fueron sembradas el 15 de julio de 1990. Las densidades de siembra para cada especie se determinaron apoyándose en una revisión bibliográfica y con los datos obtenidos de la germinación fueron las siguientes : *Aristida appressa* : 27.5 Kg ha⁻¹; *Bouteloua repens* : 10.3 Kg ha⁻¹; *B. hirsuta* : 7.1 Kg ha⁻¹; *Bromus anomalus* : 43.3 Kg ha⁻¹; *Chamaecrista rotundifolia* : 40.8 Kg ha⁻¹; *Chloris gayana* : 3 Kg ha⁻¹; *Crotalaria pumila* : 50 Kg ha⁻¹; *C. rotundifolia* : 23 Kg ha⁻¹; *Desmodium aparines* : 160 Kg ha⁻¹; *D. sericophyllum* : 120 Kg ha⁻¹; *Eragrostis plumbea* : 11.5 Kg ha⁻¹; *Macroptilium gibbosifolium* : 54.3 Kg ha⁻¹; *Paspalum notatum* : 340 Kg ha⁻¹; *Paspalum plicatulum* : 40 Kg ha⁻¹; *Phaseolus leptostachyus* : 57 Kg ha⁻¹; *Passiflora exudans* : 30 Kg ha⁻¹; *Rhynchelytrum repens* : Kg ha⁻¹; *Sporobolus indicus* : 11.5 Kg ha⁻¹; *Trachypogon secundus* : 25 Kg ha⁻¹; *Zornia thymifolia* : 23 Kg ha⁻¹ y *Z. Reticulata* : 70 Kg ha⁻¹.

Para registrar los datos de desarrollo vegetativo de las especies en cada parcela se etiquetaron 10 plantas en cada una de las especies evaluadas y en éstas se registraron las siguientes variables: a) altura de planta en cm; b) número de hojas; c) número de tallos; d) número de flores y número de frutos. Estas variables fueron registradas cada 15 días a partir de la maduración de las plantas.

Se utilizó el Análisis de Varianza (ANDEVA) para detectar diferencias estadísticas entre variables previamente mencionadas. Para las especies leguminosas se utilizó la prueba de t, previamente los datos fueron normalizados por medio de la fórmula $\text{Log}_{10} + 1$.

4.6.1 Descripción botánica de las especies gramíneas evaluadas.

***Aristida appressa* (Vasey)**

Esta especie se reporta únicamente en el sur de México y para la zona de Guadalajara Jalisco, se encuentra en bosques aciculifolios esclerófilos y en selva baja caducifolia. En el bosque La Primavera se le encuentra en vegetación secundaria de bosque de pino-encino y en zonas con suelo erosionado (Reyna, 1989).

Es una planta perenne con culmos de 40 a 80 cm o más de altura, recto, densamente cespitoso, con el sistema radical grueso; culmos muy delgados, simples muy cilíndricos, de pocos nudos, éstos engrosados, entrenudos glabrescentes; vainas apretadas, más cortas que los entrenudos; la lígula es una pestaña corto-ciliada; aurículas pubescentes, más o menos barbadas; láminas de 30 cm de largo, planas en las bases, covolutas y puntiagudas con una cerda en el ápice de 1 mm de ancho; láminas de los renuevos más cortas, algo pilosas.

Panícula de 20 a 30 cm de largo, en ramas solitarias o en pares, comprimidas, las inferiores de 10 cm de largo o más largas, las ramas laterales más cortas, ambas desnudas en la base; espiguillas aglomeradas formando espigas falsas; glumas ligeramente desiguales, la primera de de 8 a 10.5 mm de largo, incluyendo la arista de 1 mm de largo, las laterales de 15 a 17 mm de largo (Ackerman, 1983).

Bromus anomalus (Rupr ex Fourm)

Son plantas perennes, amacolladas con frecuencia altas y rizomatosas, con distribución en las zonas templadas, en el bosque La Primavera en los márgenes de los caminos, en asociaciones de pino-encino y en zonas perturbadas. Se encuentra en altitudes de 1520 msnm. Es un forraje de excelente calidad.

Culmos delgados y erectos de 26 a 56 cm de altura; nudos con pubescencia retrorsa; entrenudos glabros; vainas de márgenes concrecentes y pubescentes, con pelos dispersos; aurículas vestigiales en la hojas inferiores o ausentes; ligula truncada de 1 a 2 mm de largo con un penacho de pelos o erosa; láminas escabrosas de 14 a 22 cm de largo por 2 a 5 mm de ancho.

Panícula pauciflora de 10 a 24 cm de largo, abierta, sobre un eje glabro o puberulento, con 2 a 3 ramas ascendentes por nudo; espiguillas de 1.5 a 3.2 cm de largo, 4 a 10 flosculadas; glumas pubescentes u ocasionalmente glabras (COTECOCA, 1987).

***Paspalum notatum* (Flügee)**

Esta planta también se conoce como jenjibrillo o cañamazo, originario de América tropical en donde se cultiva para forraje y para pastoreo. Se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica. En el bosque La Primavera, se le encuentra en el bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria.

Perenne de culmos ascendentes, con rizomas vigorosos formando un cespéd uniforme, culmos simples de 15 a 50 cm de alto; vainas más largas que los entrenudos, glabras o con los márgenes pilosos; lígula membranácea de 1 mm de largo, con un mechón de pelos blancos detrás de ella; láminas divergentes, planas, conduplicadas cuando secas, lanceoladas, con el ápice agudo, de 6 a 15 cm de largo por 5 a 12 mm de ancho, pilosas en la superficie adaxial, la superficie abaxial pilosa sólo hacia los márgenes, nudos glabros de color café.

Racimos dos, ocasionalmente 3, de 3 a 9 cm de largo; raquis glabro o con unos cuantos pelos en la base, de 1 mm de ancho aproximadamente; espiguillas solitarias, imbricadas, de 3.5 a 4 mm de largo por 3 de ancho; fruto oval de color verde pálido, diminutamente piloso.

***Paspalum plicatulum* (Michx.)**

Esta planta se le conoce como camalotillo, originario de América tropical. En el bosque La Primavera se le encuentra en el bosque tropical caducifolio, bosque de encino y vegetación secundaria. Perenne, plantas rizomatosas, amacolladas de pocos a muchos culmos, simples o ramificados de 50 a 100 cm de alto; nudos de color café; vainas glabras más cortas que los entrenudos, las inferiores más largas y con textura papirácea, lígula café, membranácea de 2 a 3 cm de largo; láminas planas, involutas de 10 a 20 cm de largo, ocasionalmente más largas y de 3 a 8 mm de ancho, glabras.

Inflorescencia de 2 a 3 racimos falcados, ascendentes, de 2 a 8 cm de largo, raquis de 1 mm de ancho; fruto café oscuro, liso y brillante.

***Rhynchelytrum repens* (Willd) C.E. Hobb**

Esta planta tiene su origen en el Africa tropical. En el bosque La Primavera la encontramos en suelos degradados, en los acotamientos de camino y laderas perturbadas.

Planta perenne de 6 a 100 cm de altura, amacollada con numerosos brotes jóvenes; culmos geniculados papilosos pubescentes; vainas papiloso-pubescentes

más cortas que los entrenudos; lígula papilosa de 1 mm de largo; láminas lanceoladas de 10-15 cm de largo , y de 4-7 mm de ancho.

Inflorescencia dos espiguillas flosculadas pediceladas de 6-8 mm, los pelos de las espiguillas de color rosado o blanco.

4.6.2 Descripción botánica de las especies leguminosas evaluadas.

***Chamaecrista rotundifolia* (Pers) Greene**

Se le encuentra al lado de los caminos, planos o llanuras gravosas, arroyos y márgenes del Río Santiago; en el bosque La Primavera en suelos degradados y bordes de caminos y en vegetación de pino-encino y vegetación secundaria.

Son plantas perennes, pilosas, más o menos glabras; tallos de 10-50 cm de largo, las ramas distintas desde la base, comunmente postradas o ascendentes; foliolo ascendentes; estípulas erectas, peciolo de 2-8 mm de largo, pedúnculos si desarrollan de 1-3 en floración, pedicelos subfiliformes comunmente de 1.5-4.5 cm de largo, el desarrollo de sépalos de 3-13 mm de largo, pétalos amarillos; frutos de 8 a 15 lineares, café oblongo-prismático de 2-3 mm de largo.

***Desmodium aparines* (Link) DC in DC.**

Esta planta se localiza en los bordes de caminos, alrededor de los cultivos, lugares pastoreados y en el bosque La Primavera en las comunidades vegetales de pino y vegetación secundaria.

Planta herbácea perenne, enredadera del tipo ascendentes, los tallos de 10-100 cm, uncinado-pubescentes; folíolos pilosos o glabros, de 1-6 cm de largo, 1-3 de ancho; peciolo delgado, estípulas ovado-atenuadas; ramas racemiformes, las inflorescencias colgantes; corola rosa o púrpura; lomentos de 3-11, uncinado-puberulento de 3-3.5 mm de largo, 2.5 mm de ancho, tempranamente dehiscentes.

Cuando las plantas en campo presentaron la etapa de madurez fisiológica, se colectaron hojas y tallos los cuales fueron colocados en fijador histológico FAA (ácido acético glacial, alcohol etílico y agua 10 :5 :50 :35) para posteriormente realizar un estudio anatómico.

4.7 Cobertura

La cobertura se midió en una parcela útil tomando un metro cuadrado en cada tratamiento para obtener el porcentaje de suelo cubierto de dicha superficie.

4.8 Dinámica de la acumulación de Biomasa

Durante el desarrollo del experimento, se colectaron al azar cinco plantas completas por cada especie, las que se llevaron al laboratorio donde se disectaron de sus principales componentes vegetativos (hoja y tallo) y reproductivos (flor y fruto). Cada una de éstas partes se colocaron una estufa de incubación a 70°C de 2 a 3 días hasta obtener peso constante.

4.9 Tasa fotosintética

Para evaluar la tasa fotosintética se utilizó el método de la media hoja. Esta medición se llevó a cabo en 5 plantas maduras de cada especie. El método de la media hoja consiste en hacer una perforación de 1 cm de diámetro en uno de los lados de la hoja con la ayuda de una perforadora manual de hojas en las primeras horas del día. Previo a la toma de la primer muestra se coloca una gota de parafina

en su peciolo para bloquear durante el resto del día el transporte de fotosintetizados fuera de la hoja. Al final del día se repite la operación, pero del lado opuesto de la lámina. Posteriormente, las perforaciones de la lámina colectada en la mañana y las del final del día, se colocan en una estufa de incubación a 70° C de 2 a 3 días hasta que éstas llegan a un peso constante. Para determinar la tasa de acumulación de biomasa producida por la fotosíntesis durante el día se resta la diferencia en el peso seco de las muestras colectadas al final del día y el peso seco obtenido al inicio del día. Esta diferencia en peso se divide entre el tiempo transcurrido en minutos entre la toma de la primera y la segunda muestra.

4.10 Area foliar

La evaluación de ésta variable se llevó a cabo en 5 plantas maduras de cada una de las especies. Para las gramíneas se tomaron los datos de longitud y ancho de hoja, el cual se multiplicó por 0.75 para obtener el área foliar.

Para las leguminosas se tomó una fotostática en papel milimétrico de las hojas disectadas; la copia de cada hoja se recortó y después se pesó en una balanza analítica para obtener su área foliar. El peso obtenido se comparó el peso de 1 cm² del mismo papel milimétrico (método de peso por área conocida).

4.11 Longitud, ancho y área de estomas:

Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico marca Zeiss con el objetivo 40X, que tiene integrado un ocular micrométrico. Se emplearon en muestras de hojas maduras de 1 cm²; en las que se midió el ancho y largo de los estomas en cinco campos por muestra, midiendo 5 estomas por campo. Para la determinación del área. Se aplicó la fórmula del área de la elipse $A = D d 1/4$, (Gieck, 1981) para obtener el área de los estomas, donde : D = diámetro polar y d = diámetro ecuatorial.

4.12 Frecuencia de estomas y tricomas

Para determinar la densidad o frecuencia de estomas se utilizó un cm² de tejido foliar, y ésta se dividió en cinco campos oculares para realizar las determinaciones con los objetivos 40X y 10X. Los conteos de número de estomas y tricomas se registraron por cada campo y se expresaron en número de estomas y tricomas por mm².

4.13 Anatomía foliar

Se tomaron muestras de hojas maduras, de aproximadamente 1 cm² en las que se realizaron cortes transversales, los que se tiñeron con azul de toluidina. En cada uno de estos cortes se registraron las variables: grosor de la cutícula (μm); grosor de la hoja (μm); grosor de mesófilo (μm) y profundidad de la cripta estomática (μm), cuando estaba presente.

4.14 Determinación del metabolismo fotosintético

Para identificar los tipos de metabolismo fotosintético, se llevaron a cabo cortes transversales en hojas maduras, los que fueron teñidos con lugol (IKI) para identificar planta C-4 a través de la tinción específica del cloroplasto en las células del haz de vaina y ausencia de respuesta a la tinción en el resto de los cloroplastos del mesófilo.

V. RESULTADOS Y DISCUSION

5.1 Desarrollo del experimento en campo

De las 21 especies sembradas en suelos degradados del bosque La Primavera, sólo germinaron el 60 %, de las cuales sólo se evaluaron el 35% de las especies debido a que fueron las que alcanzaron la madurez (Cuadro 7). La mayoría de las especies leguminosas (60%) logró germinar, sin embargo sólo persistieron dos especies *Chamaecrista rotundifolia* y *Desmodium aparines*. Cinco especies de gramíneas lograron una germinación mayor al 50 %, de ésta el 90% mantuvo su desarrollo durante toda la evaluación de campo.

Cuadro 7. Porcentajes de germinación y especies que alcanzaron la maduración fisiológica.

ESPECIE	FAMILIA	GERMINACION %	ESPECIES QUE LOGRARON MADURACION FISIOLÓGICA
<i>Aristida appressa</i>	GRAMINEAE	50	X
<i>Chloris gayana</i>	GRAMINEAE	12	
<i>Bouteloua hirsuta</i>	GRAMINEAE	0	
<i>B. repens</i>	GRAMINEAE	5	
<i>Eragrostis plumbea</i>	GRAMINEAE	0	
<i>Paspalum notatum</i>	GRAMINEAE	65	X
<i>P. plicatulum</i>	GRAMINEAE	80	X
<i>Rhynchelytrum repens</i>	GRAMINEAE	73	X
<i>Sporobolus indicus</i>	GRAMINEAE	8	
<i>Trachypogon secundus</i>	GRAMINEAE	0	
<i>Bromus anomalus</i>	GRAMINEAE	60	X
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	LEGUMINOSAE	70	X
<i>Crotalaria pumila</i>	LEGUMINOSAE	0	
<i>C. rotundifolia</i>	LEGUMINOSAE	4	
<i>Desmodium aparines</i>	LEGUMINOSAE	40	X
<i>D. sericophyllum</i>	LEGUMINOSAE	0	
<i>Macroptilium gibbosifolium</i>	LEGUMINOSAE	16	
<i>Phaseolus leptostachyus</i>	LEGUMINOSAE	20	
<i>Zornia reticulata</i>	LEGUMINOSAE	0	
<i>Z. thymifolia</i>	LEGUMINOSAE	0	
<i>Passiflora exudans</i>	PASSIFLORACEAE	0	

El análisis físico-químico del suelo en los sitios de colecta (Cuadro 8) reveló, que las especies sembradas, estuvieron sometidas a condiciones limitantes en nutrientes por la baja fertilidad registrada y a estrés de humedad temporal ya que de las 9 decenas en que se realizaron los registros de crecimiento vegetativo, en 5 hubo sequía (Fig. 6).

Cuadro 8. Características físico-químicas del suelo en el área de estudio

Profundidad	15-20 cm
Densidad aparente (g/cm ³)	1.01
Capacidad de Campo (%)	12.0
P.M.P. (%)	6.0
Agua Aprovechable (%)	7.0
Arena (%)	71.3
Arcilla (%)	5.1
Limo (%)	23.6
Materia orgánica (%)	0.2
pH en agua rel. (1 :2)	5.9

El análisis de suelos de suelos realizados para este sitio nos muestra las siguientes características : la textura es arenosa por lo que no tienen alta capacidad de campo por su alta infiltración ; baja capacidad de intercambio catiónico lo que implica que tiene bajo contenido de arcillas y materia orgánica lo que está directamente relacionado con la fertilidad ; materia orgánica con niveles bajos a muy bajos por lo que se consideran suelos pobres ; la capacidad de campo es baja también lo que significa que hay una baja capacidad de retención de humedad, llegando a tener una capacidad de almacenamiento de agua de 0.1 mm por cada cm

de profundidad de suelo y probablemente las plantas se encontrarán estresadas por falta de humedad.

En el estudio de campo el déficit hídrico se presentó en aproximadamente el 50% del tiempo en que fueron evaluadas las especies (Fig. 6), se muestra al mismo tiempo que las especies que persistieron durante el periodo de déficit fueron las especies gramíneas, de las cuales *Aristida appressa*, *Rhynchelytrum repens* y *Paspalum notatum* fueron las que presentaron una senescencia tardía.

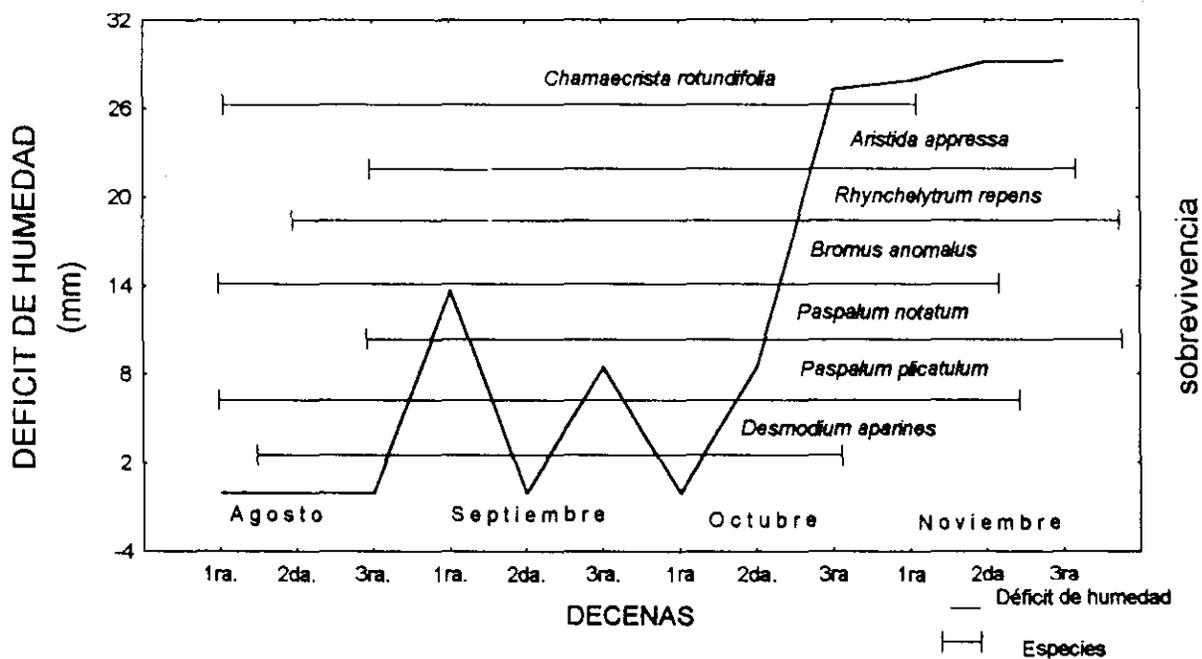


Fig.6. Periodo de déficit hídrico y persistencia de gramíneas y leguminosas evaluada en suelos degradados del Bosque La Primavera periodo P-V 1990.

Los cambios en función de tiempo de las variables, longitud de tallo, número de hojas y número de tallos para las gramíneas se presenta en las Figuras 7,8 y 9 :

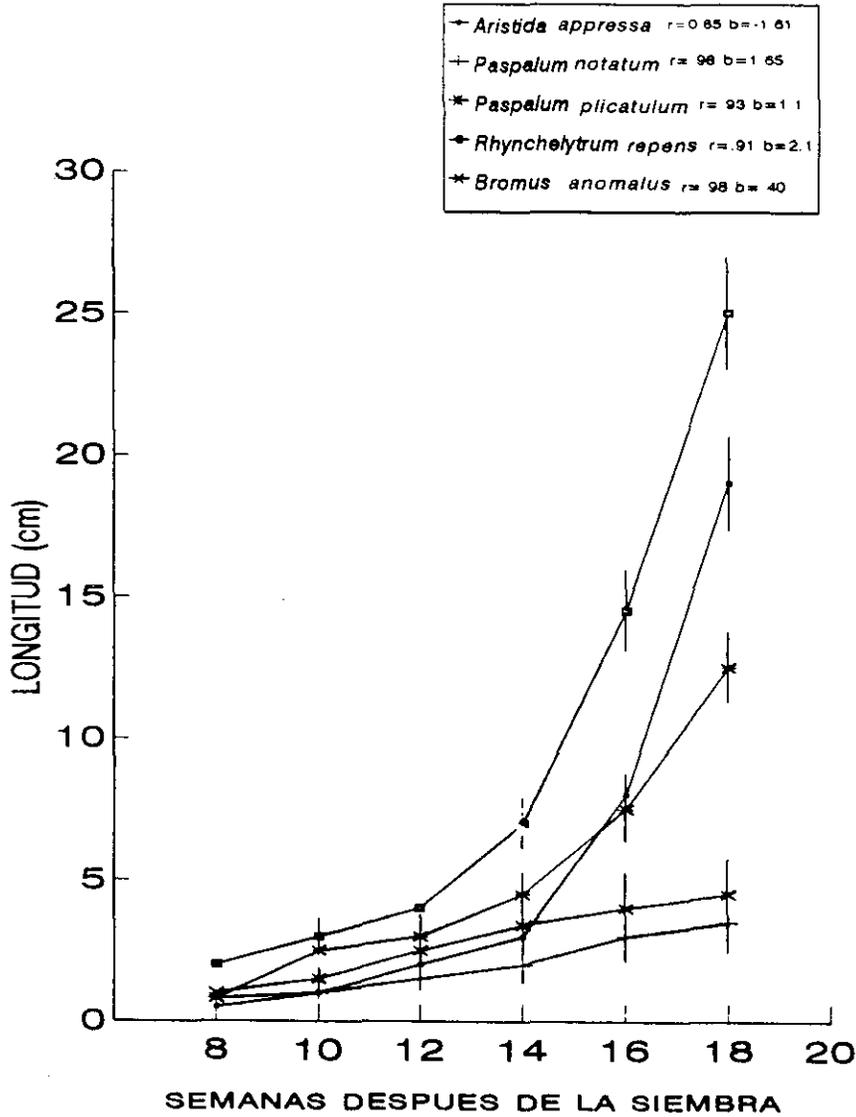


Fig. 7. Incremento en longitud en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

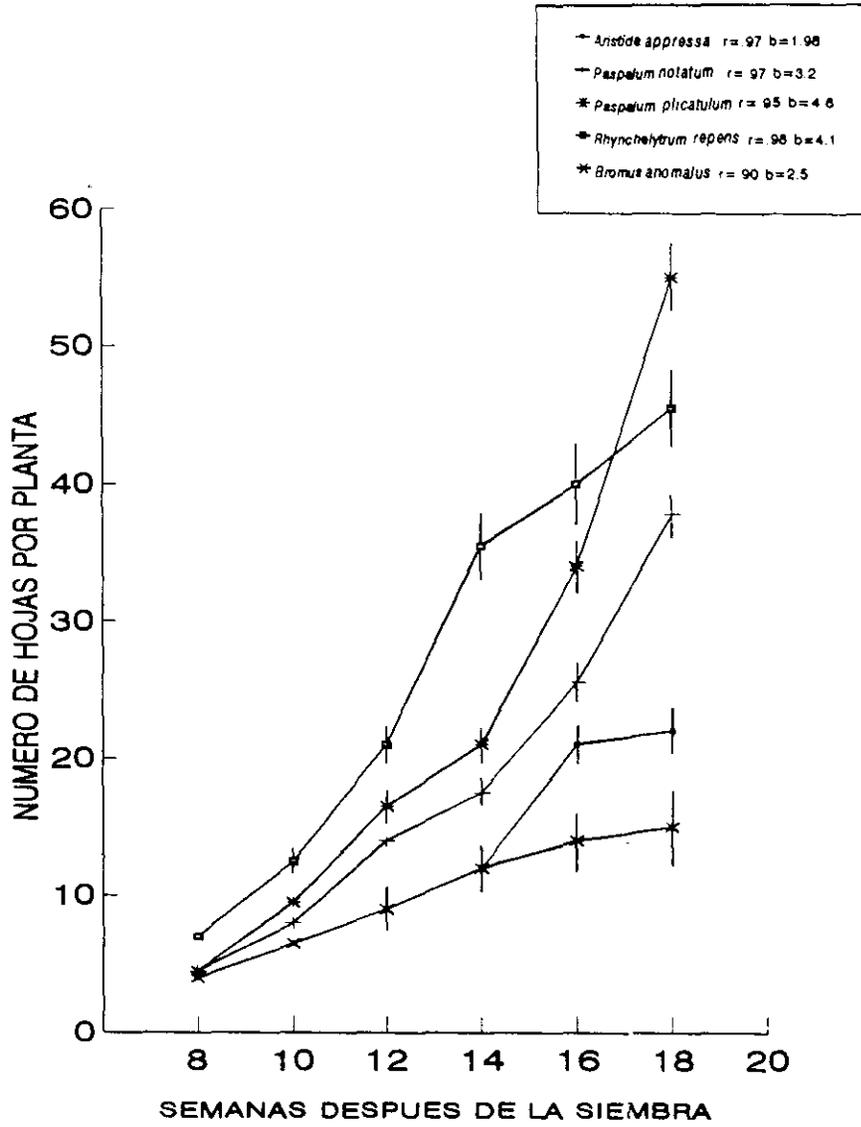


Fig. 8. Incremento en el número de hojas en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

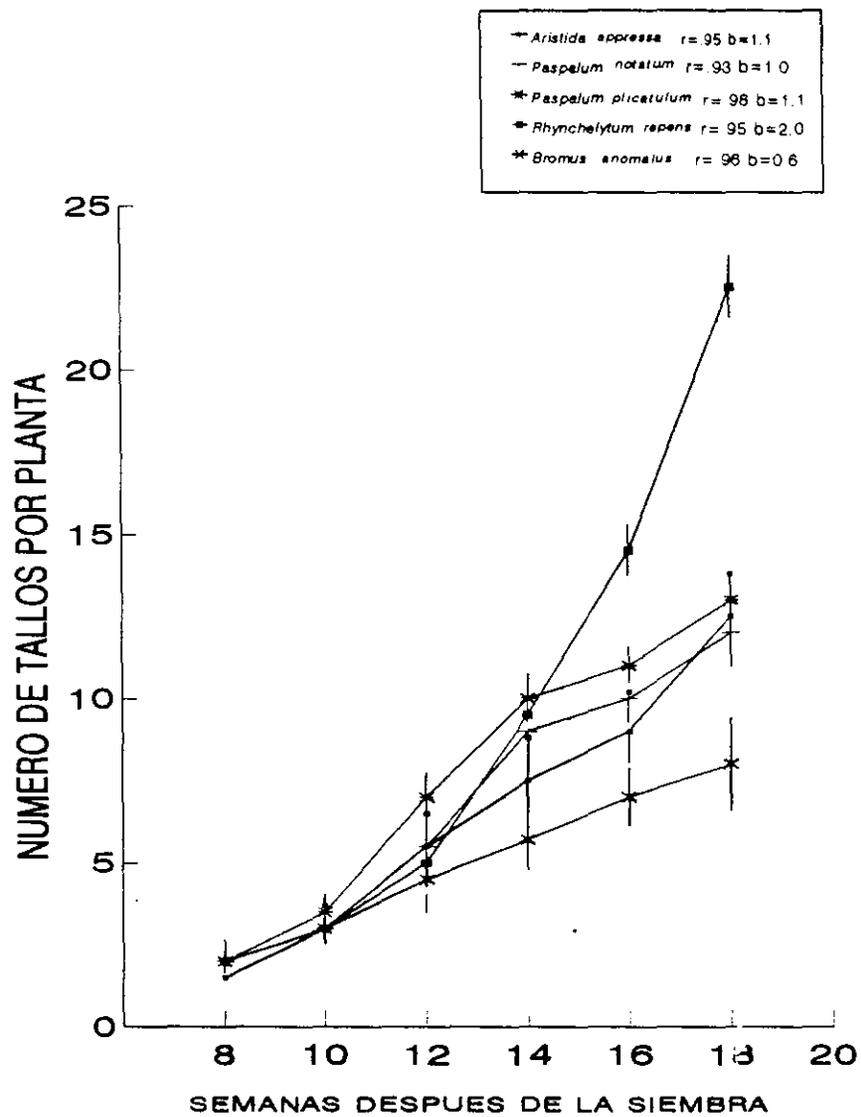


Fig. 9. Incremento en el número de tallos en cinco especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

El análisis de varianza aplicado a las especies gramíneas mostró diferencia significativa para todas las variables. Los resultados para la prueba de medias (Tukey α 0.05) se muestran en los Cuadros 9, 10, 11 y 12 :

Cuadro 9. Prueba de comparación de medias de la longitud en cm de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra.

FECHA	ESPECIE	CRECIMIENTO AXIAL (cm)
30-08-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	2.13 a*
	<i>Bromus anomalus</i>	1.6 b
	<i>Paspalum plicatulum</i>	0.78 bc
	<i>Paspalum notatum</i>	0.74 c
	<i>Aristida appressa</i>	0.66 c
15-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	2.9 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	2.3 b
	<i>Bromus anomalus</i>	1.5 c
	<i>Paspalum notatum</i>	1.0 d
	<i>Aristida appressa</i>	0.90 e
30-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	4.0 a
	<i>Paspalum notatum</i>	3.0 b
	<i>Bromus anomalus</i>	2.35 c
	<i>Aristida appressa</i>	2.0 d
	<i>Paspalum notatum</i>	1.4 e
15-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	7.05 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	4.33 b
	<i>Bromus anomalus</i>	3.36 c
	<i>Aristida appressa</i>	3.0 c
	<i>Paspalum notatum</i>	1.9 d
30-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	14.4 a
	<i>Aristida appressa</i>	8.1 b
	<i>Paspalum plicatulum</i>	7.3 b
	<i>Bromus anomalus</i>	4.1 c
	<i>Paspalum notatum</i>	2.6 d
15-11-89	<i>Aristida appressa</i>	22.5 a
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	19.8 ab
	<i>Paspalum plicatulum</i>	17.9 bc
	<i>Bromus anomalus</i>	4.6 d
	<i>Paspalum notatum</i>	3.4 e

* Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

Cuadro 10. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas por rama principal de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE HOJAS
30-08-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	4.32 a*
	<i>Bromus anomalus</i>	3.82 ab
	<i>Paspalum notatum</i>	3.35 bcd
	<i>Aristida appressa</i>	3.15 bcd
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	3.07 bcd
15-09-89	<i>Bromus anomalus</i>	6.3 a
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	5.25 b
	<i>Paspalum plicatulum</i>	5.25 bc
	<i>Paspalum notatum</i>	4.7 bcd
	<i>Aristida appressa</i>	4.6 bcde
30-09-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	11.5 a
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	8.5 b
	<i>Paspalum notatum</i>	7.7 bc
	<i>Bromus anomalus</i>	7.7 cd
	<i>Aristida appressa</i>	6.25 e
15-10-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	15.6 a
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	13.0 ab
	<i>Paspalum notatum</i>	10.5 c
	<i>Bromus anomalus</i>	9.9 cd
	<i>Aristida appressa</i>	7.6 e
30-10-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	8.0 a
	<i>Aristida appressa</i>	7.5 ab
	<i>Bromus anomalus</i>	6.25 c
	<i>Paspalum notatum</i>	5.7 cd
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	4.5 e
15-11-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	7.2 a
	<i>Paspalum notatum</i>	6.5 ab
	<i>Aristida appressa</i>	5.8 bc
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	5.7 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	4.0 e

*Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

Cuadro 11. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE HOJAS POR PLANTA
30-08-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	6.3 a*
	<i>Paspalum notatum</i>	4.7 ab
	<i>Paspalum plicatulum</i>	4.7 bc
	<i>Bromus anomalus</i>	3.77 bcd
	<i>Aristida appressa</i>	3.7 bcde
15-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	11.3 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	9.02 ab
	<i>Paspalum notatum</i>	6.3 c
	<i>Aristida appressa</i>	6.1 cd
	<i>Bromus anomalus</i>	4.1 e
30-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	15.3 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	12.8 ab
	<i>Paspalum notatum</i>	11.0 bc
	<i>Aristida appressa</i>	7.5 d
	<i>Bromus anomalus</i>	7.1 de
15-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	24.0 a
	<i>Paspalum notatum</i>	14.5 b
	<i>Aristida appressa</i>	12.8 bc
	<i>Paspalum plicatulum</i>	12.7 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	6.7 e
30-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	34.25 a
	<i>Paspalum notatum</i>	25.0 b
	<i>Aristida appressa</i>	21.5 bc
	<i>Paspalum plicatulum</i>	20.7 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	10.0 e
15-11-89	<i>Paspalum plicatulum</i>	46.22 a
	<i>Paspalum notatum</i>	38.3 ab
	<i>Aristida appressa</i>	28.1 bc
	<i>Rhynchelytrum repens</i>	26.1 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	10.0 e

*Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

Cuadro 12. Prueba de comparación de medias de la variable número de tallos de las plantas en diferentes especies de gramíneas en diferentes fechas después de la siembra.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE TALLOS
30-08-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	2.3 a *
	<i>Bromus anomalus</i>	2.12 ab
	<i>Paspalum notatum</i>	1.7 abc
	<i>Aristida appressa</i>	1.4 bcd
	<i>Paspalum plicatulum</i>	1.1 de
15-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	3.75 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	2.1 b
	<i>Aristida appressa</i>	1.9 bc
	<i>Paspalum notatum</i>	1.8 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	1.7 bcde
30-09-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	5.1 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	3.5 b
	<i>Paspalum notatum</i>	2.9 bc
	<i>Bromus anoamlus</i>	2.6 bcd
	<i>Aristida appressa</i>	2.1 de
15-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	9.7 a
	<i>Aristida appressa</i>	3.5 b
	<i>Paspalum plicatulum</i>	3.3 bc
	<i>Paspalum notatum</i>	2.9 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	2.8 bcde
30-10-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	13.6 a
	<i>Aristida appressa</i>	5.2 b
	<i>Paspalum plicatulum</i>	5.02 bc
	<i>Paspalum notatum</i>	4.5 bcd
	<i>Bromus anomalus</i>	3.3 de
15-11-89	<i>Rhynchelytrum repens</i>	14.7 a
	<i>Paspalum plicatulum</i>	11.0 b
	<i>Aristida appressa</i>	6.5 c
	<i>Paspalum notatum</i>	5.1 cd
	<i>Bromus anomalus</i>	4.5 de

* Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

Se puede observar que en todos los casos las especies alcanzaron su máxima longitud durante las últimas dos semanas (al final de octubre y principio de noviembre), los puntos se ajustaron mejor a una curva de correlación logarítmica lo

cual refleja el crecimiento constante de las especies. Esta correlación nos permite observar la tendencia general de cada tratamiento durante los 4 meses en que se registraron los datos de crecimiento y comparar los exponentes de regresión (b) que indican en general ganancias en crecimiento de las especies.

En cuanto a la variable longitud de tallo (Cuadro 9) se observó que hubo diferencias en la altura en las primeras fechas de la medición (Agosto-Septiembre) en todas las especies, sin embargo a la mitad del experimento se observó que alcanzan longitudes similares las especies *Bromus anomalus* y *Aristida appressa*. La especie que tuvo el menor incremento de longitud fue *Paspalum notatum*, y finalmente las que sobresalen con mayor longitud son: *Aristida appressa*, *Paspalum plicatulum* y *Rhynchelytrum repens*.

En el caso de la variable hojas por rama principal se encontró que *Paspalum plicatulum* es la que presenta los valores más altos; en el resto de las especies se observó comportamiento similar. *Rhynchelytrum repens* y *Paspalum notatum* son las que mostraron los valores más altos en las variables hojas totales y número de tallos en todas las fechas. Estas variables son las que dan una mayor protección al suelo y por lo tanto proporcionan una mayor cobertura a éste.

En las leguminosas *Chamaecrista rotundifolia* y *Desmodium aparines*, mostraron diferencias estadísticas significativas en las variables longitud de tallo y hojas totales en todas las fechas de evaluación (Cuadros 13, 15).

La variable hojas por rama principal mostró un comportamiento similar hasta la tercera fecha; a partir de ésta fecha *Chamaecrista rotundifolia* es la que produce más mayor área foliar en la rama principal. En contraste la variable número de ramas sucede lo contrario ya que en las cuatro primeras fechas hay diferencia entre especies, sin embargo en las últimas fechas no hay diferencias estadísticas significativas.

Cuadro 13. Prueba de comparación de medias de la variable longitud de la rama principal en dos especies leguminosas.

FECHA	ESPECIE	LONGITUD DE RAMA PRINCIPAL (cm)
30-08-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.55 a *
	<i>Desmodium aparines</i>	0.49 b
15-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.83 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.70 b
30-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.00 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.74 b
15-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.20 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.77 b
30-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.25 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.80 b
15-11-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.40 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.85 b

* Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Student ($p \leq 0.05$).

Cuadro 14. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas de la rama principal en dos especies leguminosas.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE HOJAS POR RAMA PRINCIPAL
30-08-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.80 a *
	<i>Desmodium aparines</i>	0.65 b
15-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.00 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.70 b
30-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.20 a
	<i>Desmodium aparines</i>	0.90 b
15-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.30 a
	<i>Desmodium aparines</i>	1.00 b
30-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.25 a
	<i>Desmodium aparines</i>	1.20 a
15-11-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.30 a
	<i>Desmodium aparines</i>	1.25 a

*Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Student ($p \leq 0.05$).

Cuadro 15. Prueba de comparación de medias de la variable número de hojas totales en dos especies leguminosas.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE HOJAS
30-08-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a *	1.20 a *
	<i>Desmodium aparines</i> b	0.80 b
15-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a	1.30 a
	<i>Desmodium aparines</i> b	1.10 b
30-09-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a	1.50 a
	<i>Desmodium aparines</i> b	1.35 b
15-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a	1.60 a
	<i>Desmodium aparines</i> b	1.40 b
30-10-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a	1.70 a
	<i>Desmodium aparines</i> b	1.55 b
15-11-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> a	1.80 a
	<i>Desmodium aparines</i> b	1.65 b

* Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

Cuadro 16. Prueba de comparación de medias de la variable número de ramas en dos especies leguminosas.

FECHA	ESPECIE	NUMERO DE RAMAS
30-08-89	<i>Desmodium aparines</i>	0.70 a*
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.45 b
15-09-89	<i>Desmodium aparines</i>	0.75 a
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.50 b
30-09-89	<i>Desmodium aparines</i>	0.80 a
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.70 b
15-10-89	<i>Desmodium aparines</i>	0.95 a
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.75 b
30-10-89	<i>Desmodium aparines</i>	1.00 a
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	0.95 a
15-11-89	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	1.15 a
	<i>Desmodium aparines</i>	1.10 a

*Variables seguidas de la misma letra no son estadísticamente diferentes según Tukey ($p \leq 0.05$).

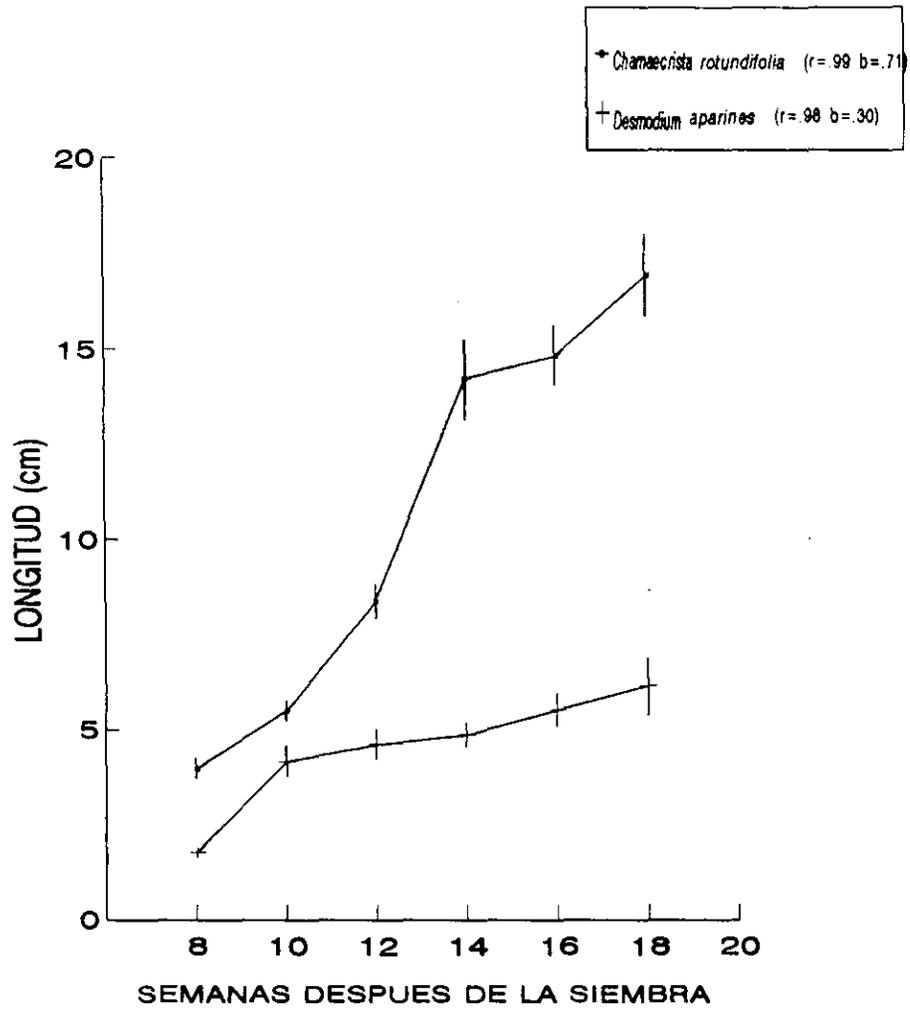


Fig. 10. Incremento en longitud en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

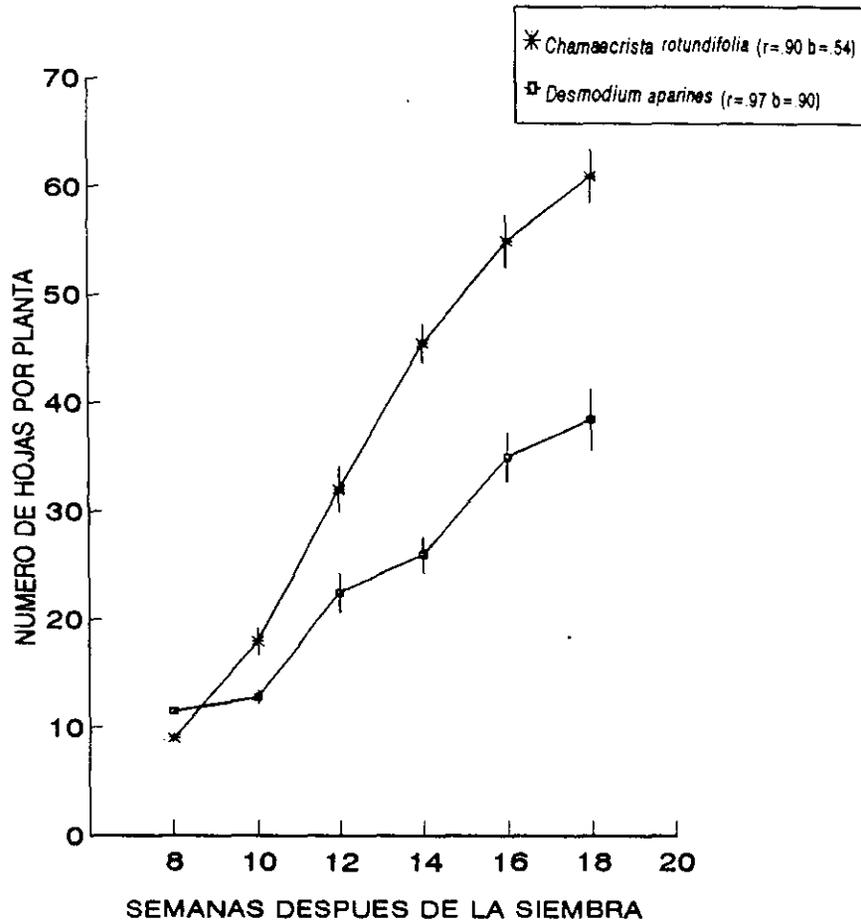


Fig.11. Incremento en el número de hojas en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

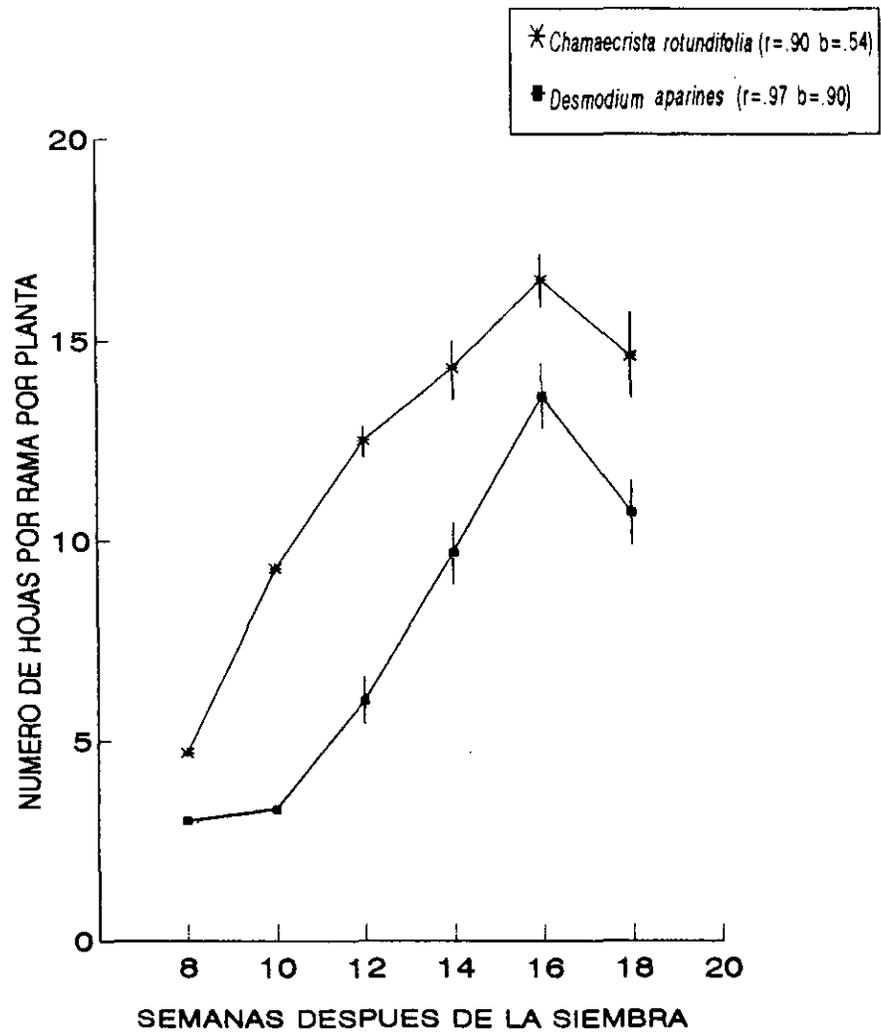


Fig. 12. Incremento en el número de hojas por rama principal en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

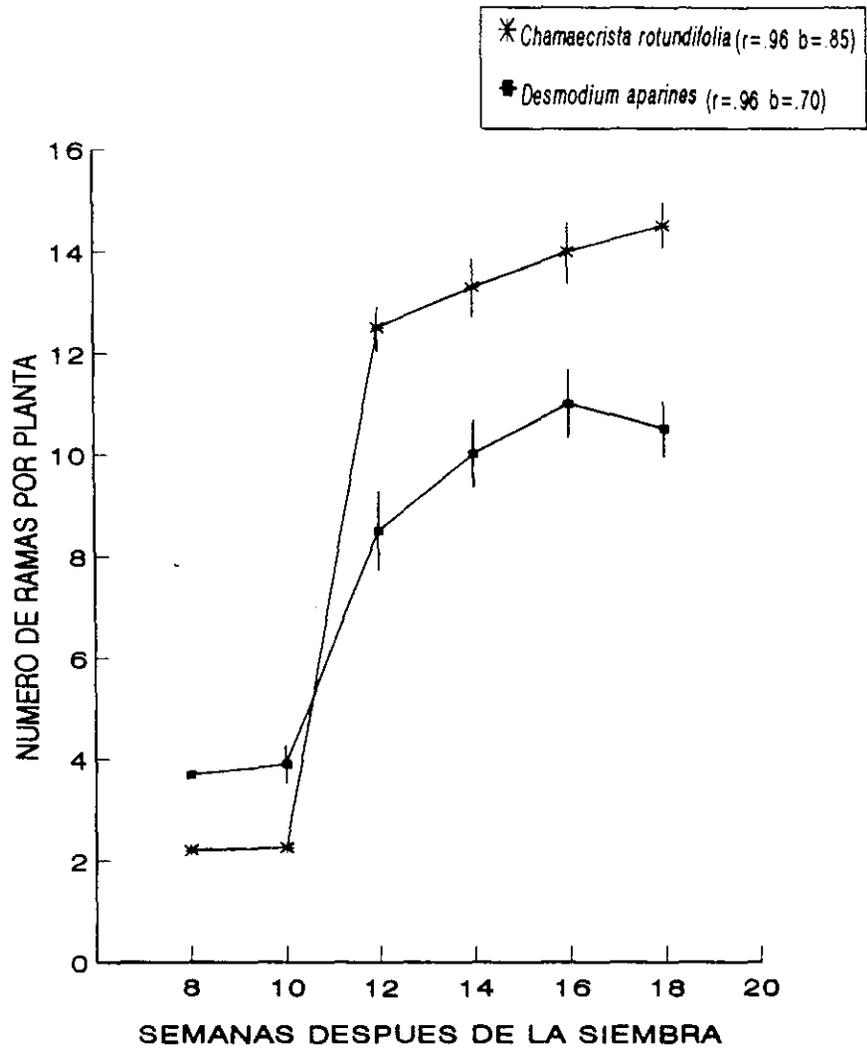


Fig. 13. Incremento en el número de ramas en dos especies de leguminosas a diferentes intervalos de tiempo después de la emergencia.

5.2 Cobertura

En el porcentaje de cobertura máxima que se registró para las siete especies evaluadas se presenta en la Figura 14 :

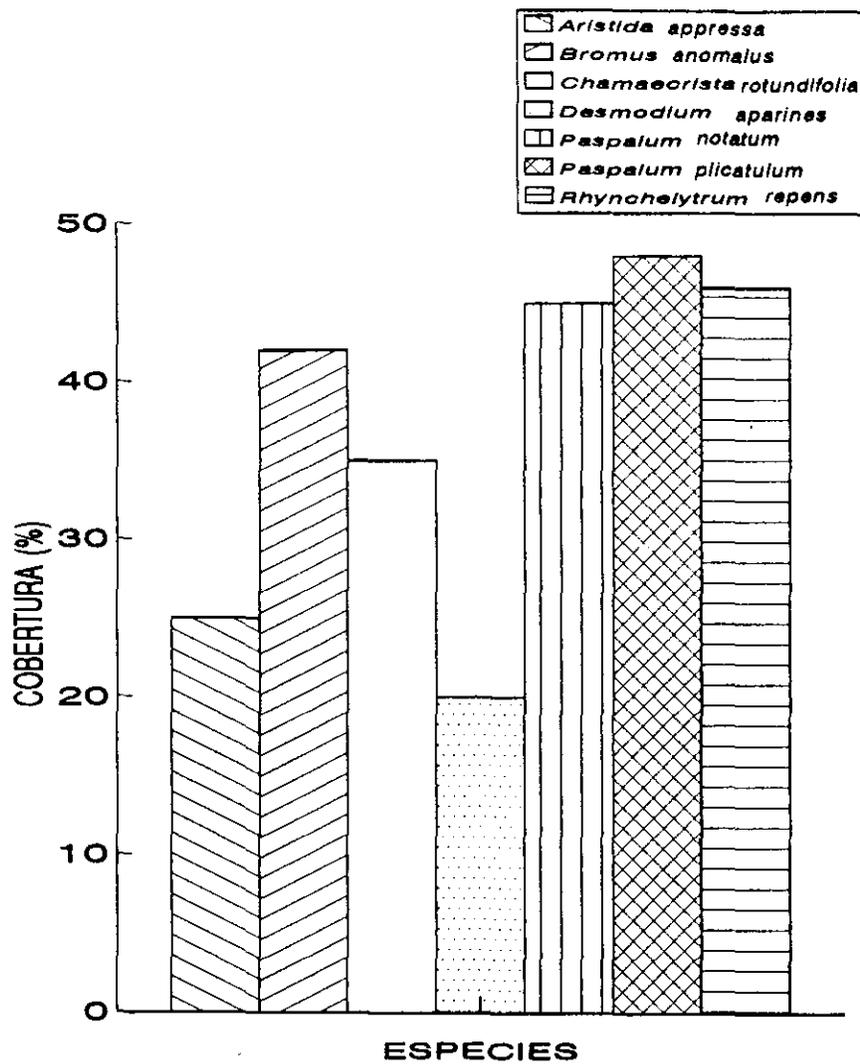


Fig. 14. Porcentaje de cobertura máxima que lograron siete especies evaluadas

De acuerdo a los resultados obtenidos en este aspecto las especies que obtuvieron los mayores porcentajes de cobertura fueron *Paspalum plicatulum*, *Rhynchelytrum repens* y *Paspalum notatum* (49, 46 y 45 % respectivamente). La mayoría de las especies lograron desarrollar una cobertura inferior al 50%. Aunque hay diferencias en los porcentajes de cobertura máxima registradas para cada una de las especies evaluadas, sin embargo, esto no se reflejó en una mayor protección en la erosión de los suelos, ya que las pérdidas de suelo registradas en el área de estudio presentan una amplia variación (88 a 600 ton/ha⁻¹/año⁻¹), cuando tienen que ser menores a las 10 ton/ha⁻¹/año⁻¹ (Curiel, com. pers.). Esto se debe probablemente a la poca disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo; éstas especies no lograron crecer hasta su máximo nivel, por lo anterior se sugiere que la medición de la cobertura se prolongue por más de dos años (con resiembras), para observar los efectos de la misma sobre la erosión del suelo.

5.3 Dinámica de acumulación de materia seca

El análisis de los patrones de materia seca de las gramíneas y leguminosas estudiadas, cuyo rendimiento está determinado por la tasa de asimilación de materia seca y la fracción de asimilados distribuidos en las partes vegetativas durante seis fechas, revelaron que la mayor parte de ésta, se concentró en las partes vegetativas de las especies gramíneas (tallos y hojas) ésta característica podría ser considerada como una estrategia de éstas especies para tolerar suelos con restricciones; característica

también encontrada en *Solanum cardiophyllum* como una adaptación de esta especie a los ambientes áridos (Fig. 15).

Los incrementos máximos de materia seca para las especies gramíneas, se observaron de la semana 16 hasta la 18a.

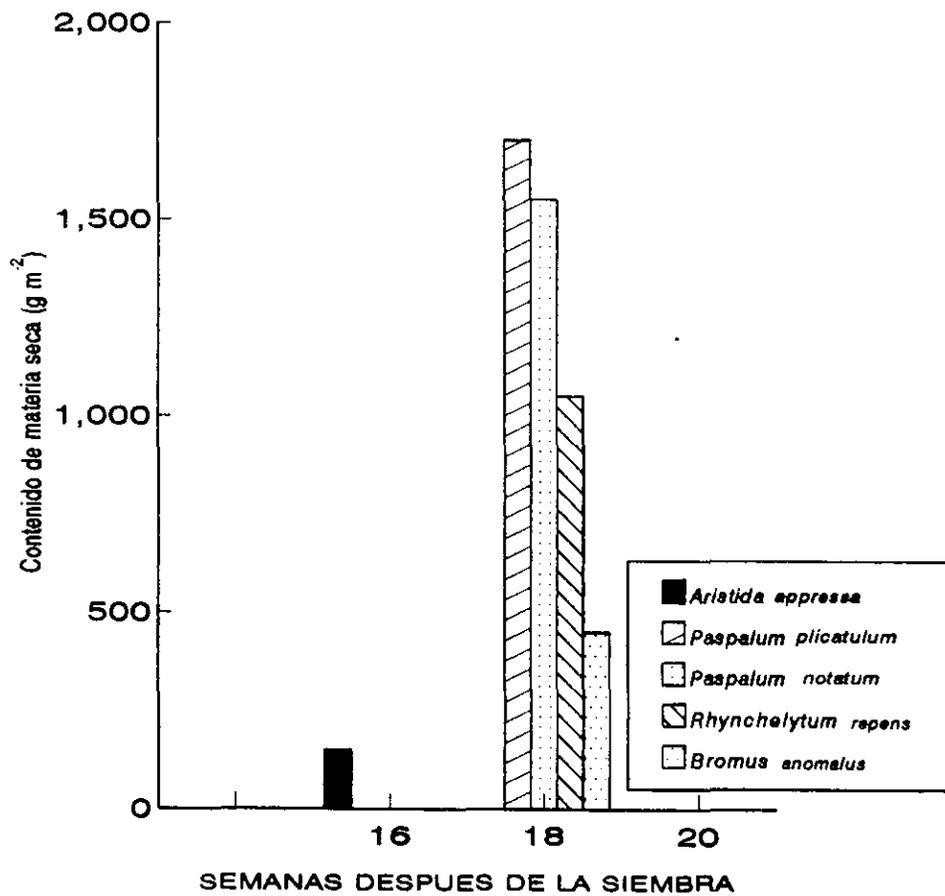


Fig. 15. Acumulación máxima de materia seca en cinco especies de gramíneas

En las dos especies de leguminosas evaluadas la acumulación de materia seca alcanzó sus valores máximos 18 semanas después de la siembra. Se observó diferencia en los valores máximos de acumulación de materia seca (Fig. 16). Al contrario de las especies gramíneas, las leguminosas mostraron la acumulación máxima en las partes reproductivas (flor y fruto) por lo que podrían ser consideradas dentro de las estrategias de adaptación mencionadas por Grime (1982) de las especies ruderales que son tolerantes a las restricciones.

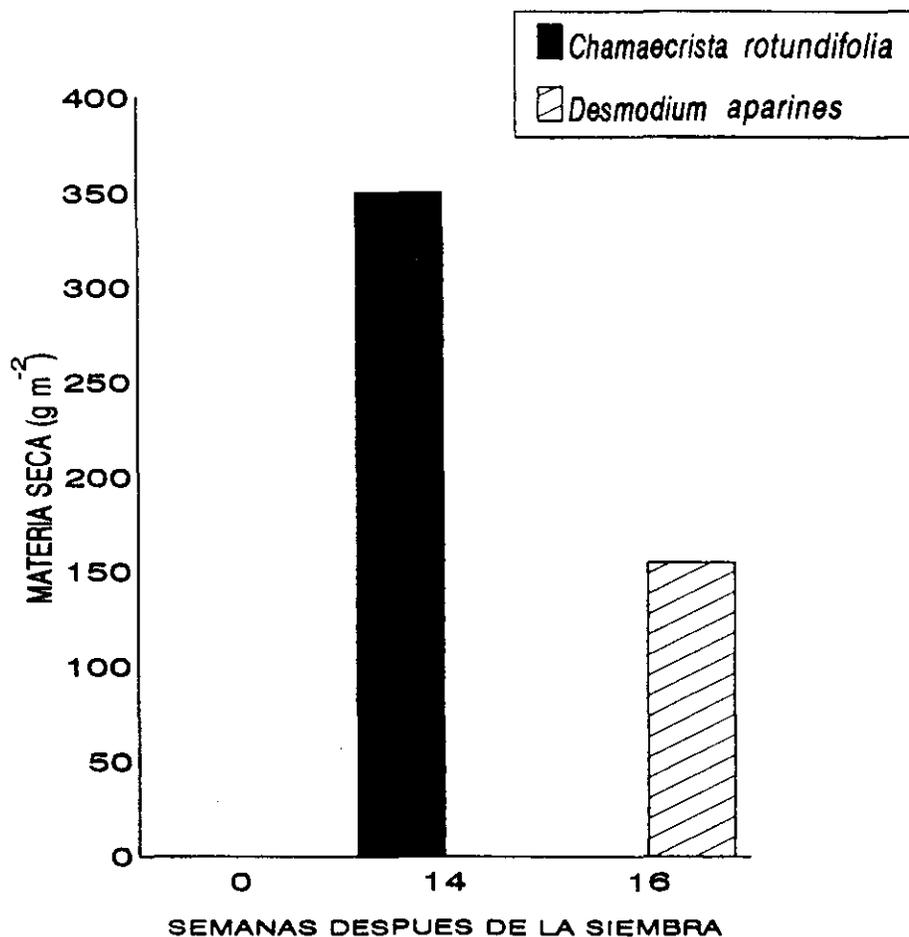


Fig. 16. Acumulación máxima de materia seca en dos especies de leguminosas

5.4 Tipo de Metabolismo Fotosintético y Tasas Fotosintética en monocotiledoneas y dicotiledoneas:

En el cuadro 18 se presenta una relación de los tipos de metabolismo fotosintético registrado en cada una de las especies evaluadas, así como las tasas fotosintéticas y las principales adaptaciones estructurales a la aridez en las hojas de éstas especies. Se observa que de las siete especies evaluadas, cinco presentan metabolismo fotosintético C-4 y dos metabolismo C-3.

La tasa más alta de acumulación de biomasa se registró en *Paspalum notatum* ($264 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), y la menor en *Desmodium aparines* ($120 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), que es una especie con metabolismo C-3. En general las especies C-4, son las que presentan las tasas más altas de fotosíntesis, y las menores en las especies identificadas como C-3. Entre las adaptaciones anatómicas registradas en las hojas que se relacionan con la resistencia a la sequía se encuentran la presencia de cutícula gruesa, tricomas, estomas hundidos y en las gramíneas células buliformes. Es probable que las diferencias en las tasas fotosintéticas registradas en las especies evaluadas sea un reflejo de la adaptación a las condiciones de estrés en que se desarrollan, ya que además en las especies con mayor capacidad fotosintética también se registró un mayor número de modificaciones estructurales para enfrentar la aridez.

Las gramíneas además de presentar cutícula en su epidermis y tricomas que les ayudan a evitar la pérdida excesiva de agua, también presentan células buliformes y

que se considera que influyen en los movimientos higroscópicos de cierre y apertura de hojas adultas cuando se presenta déficit hídrico (Rhizopoulou, 1990, Franco et al., 1994), con lo cual se evita la exposición de la hoja para evitar la deshidratación. Los resultados obtenidos revelan que las plantas C-4 son las que presentan mayor capacidad de adaptación en ambientes adversos.

Cuadro 17. Tipo de metabolismo fotosintético, tasas fotosintéticas y principales adaptaciones anatómicas relacionadas al estrés por sequía en diferentes especies de gramíneas y leguminosas

Especie	Metabolismo	Tasa Fotosintética (g m ⁻² d ⁻¹)	Adaptaciones anatómicas
<i>Paspalum notatum</i>	C4	264	Cutícula gruesa Abundantes tricomas Células buliformes
<i>Aristida appessa</i>	C4	216	Cutícula gruesa Abundantes tricomas Células buliformes Depresión de la epidermis donde se localiza el estoma
<i>Rhynchelytrum repens</i>	C4	216	Cutícula gruesa Tricomas Células buliformes
<i>Bromus anomalus</i>	C4	180	Cutícula delgada Tricomas Células buliformes
<i>Paspalum plicatulum</i>	C4	180	Cutícula gruesa Tricomas Células buliformes
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	C3	168	Cutícula gruesa Estomas ligeramente hundidos
<i>Desmodium aparines</i>	C3	120	Cutícula delgada Tricomas Estomas ligeramente hundidos.

5.5 Area Foliar

En la Figura 17 se muestran los incrementos de área foliar en las gramíneas. La mayoría de éstas mostraron incrementos graduales durante las cinco fechas de evaluación, sin embargo fue notable y superior el aumento en 50% en relación a las otras especies el incremento de área foliar registrado en *Paspalum notatum*. Esta especie fué la que mostró la mayor actividad fotosintética. De hecho el área foliar se ha utilizado como indicador de la actividad fotosintética de la planta y su aumento o disminución, repercute en la productividad de las plantas (Golovko, 1994).

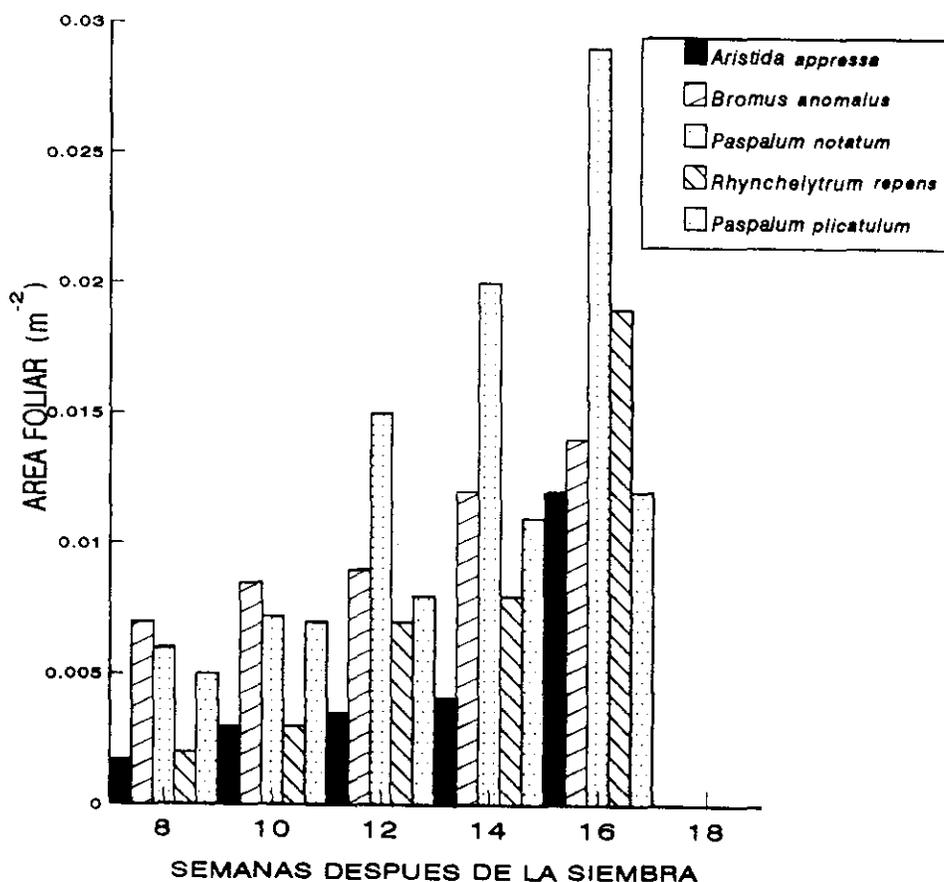


Fig. 17. Area foliar en diferentes especies de gramíneas a diferentes intervalos de tiempo después de la siembra

En el caso de las dos leguminosas evaluadas, se encontró también que *Chamaecrista rotundifolia*, presenta un incremento exponencial y que supera notablemente al mostrado por *Desmodium aparines*, en la que los incrementos fueron inferiores.

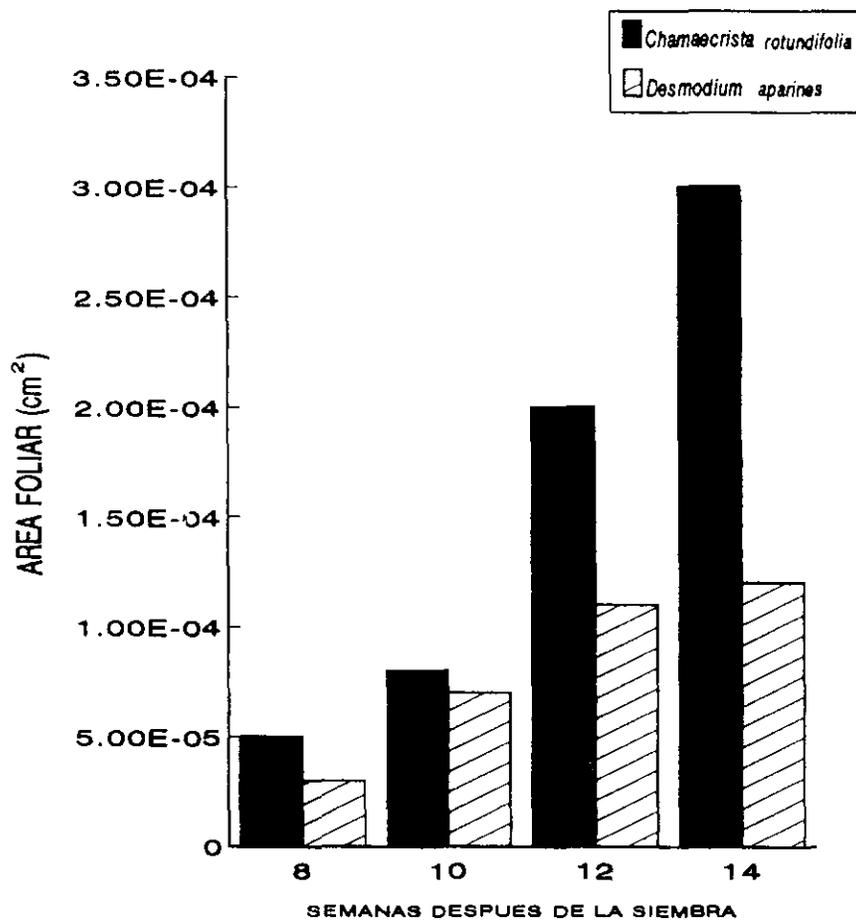


Fig. 18. Incremento de área foliar en dos especies de leguminosas

5.6 Densidad y área de estomas

La densidad de estomas ha sido utilizada como una característica para determinar la velocidad de transpiración y la tasa de fotosíntesis (Parsons, 1987).

La densidad de los estomas para las cinco especies gramíneas y dos de leguminosas varió de 65 a 367 estomas por mm^{-2} en el haz de la hoja, y de 124 a 340 mm^{-2} por el envés de la hoja, estos valores se encuentran dentro de los reportados para especies del desierto como la jobjoba *Simmondsia chinensis* que presenta de 130 a 170 estomas por mm^{-2} (León y Fanjul, 1983). En este estudio encontramos una especie con valores similares que los reportados por Bolhar-Nordenkampf y Draxler (1993), para especies del semidesierto (104 a 130 estomas por mm^{-2}).

Paspalum notatum que fue la especie que mostró la tasa de fotosíntesis más alta con una densidad de estomas (119 estomas por mm^{-2}), menor en un 50% a la encontrada por Del Mar y Larqué-Saavedra (1990) para la especie *Solanum cardiophyllum* en condiciones de campo con 335 estomas mm^{-2} , (Cuadro 18). El área para ésta misma especie ($613 \mu\text{m}^2$) fue similar a la encontrada por Loera (1990) para especies de nopal en donde el valor mínimo registrado fue de $591.4 \mu\text{m}^2$.

En el lado adaxial *Chamaecrista rotundifolia* presentó el mayor número de estomas con 367 estomas por mm^{-2} , por el lado abaxial la especie en la que registra la

cifra máxima con 242.7 estomas por mm² es *Paspalum plicatulum* sin embargo no presenta estomas por el haz de la hoja lo que podría significar una ventaja para soportar condiciones de estrés por sequía.

Generalmente la transpiración es mayor en órganos fotosintéticos que presentan densidades altas de estomas, por lo que las especies que registraron bajas densidades contienen parte de las modificaciones que se consideran como adaptaciones a las condiciones limitantes de agua que prevalecen en las zonas semiáridas.

Cuadro 18 . Variación en densidad y área de estomas en diferentes especies gramíneas y leguminosas

ESPECIE	DENSIDAD DE ESTOMAS HAZ (mm ⁻²)	DENSIDAD DE ESTOMAS ENVES (mm ⁻²)	AREA (μm ²) MEDIA.
<i>Aristida appressa</i>	102.3 ± 25.6	124.4 ± 29.3	449 ± 55.2
<i>Paspalum notatum</i>	100.7 ± 35.6	138.8 ± 26.7	613 ± 40.1
<i>Paspalum plicatulum</i>	0	242.7 ± 55.0	187 ± 35.4
<i>Bromus anomalus</i>	0	162 ± 16.4	142 ± 20.3
<i>Rhynchelytrum repens</i>	173 ± 29.8	142 ± 22.6	377 ± 38.3
<i>Desmodium aparines</i>	64.8 ± 14.2	0	83 ± 15.3
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	367 ± 65.7	145.2 ± 38.2	1627 ± 160.8

De las siete especies a las que se les realizó el estudio de estomas cinco resultaron anfiestomáticas debido a que presentan estomas por ambas caras de la hoja

y son: *Aristida appressa*, *Chamaecrista rotundifolia*, *Paspalum notatum*, y *Rhynchelytrum repens*; *Desmodium aparines* fue la única especie hiperestomática por presentar estomas solamente por el lado adaxial de la hoja, *Bromus anomalus* y *Paspalum plicatulum* son especies hipostomáticas (presentan estomas por el lado abaxial).

La evaluación del área de los estomas reveló una gran variación (Cuadro 18) el valor máximo fue el registrado por *Chamaecrista rotundifolia* con $1627 \mu\text{m}^2$ y el área menor por *Desmodium aparines* con $83.2 \mu\text{m}^2$. Loera (1990) encontró que en morfoespecies de nopal tunero el área de estomas osciló entre 591 y $1610.9 \mu\text{m}^2$, valores similares a los encontrados en cuatro de las especies evaluadas en este estudio, sin embargo *Desmodium aparines*, *Paspalum plicatulum* y *Bromus anomalus* registran valores menores (83 , 142.2 y $187.9 \mu\text{m}^2$, respectivamente) a los reportados para especies de zonas áridas como la jojoba *Simmondsia chinensis* con áreas de 384 a $419 \mu\text{m}^2$ (León y Fanjul, 1983).

5.7 Cavidad o cripta estomática

Una de las principales adaptaciones de la vegetación xerófila es la diferenciación estomas en cavidades o criptas estomáticas (Nobel, 1974; Esau, 1977). Esta disposición de los estomas incrementa la resistencia al movimiento del agua de la planta

a la atmósfera por lo que se reduce la pérdida de agua por transpiración, lo cual ha contribuido a la adaptación de algunas xerófitas en ambientes áridos (Nobel, 1991); hojas de especies xeromórficas y suculentas presentan estomas hundidos situados en cavidades o criptas (Bolhar-Nordenkampf y Draxler, 1993). En este estudio una de las gramínea *Aristida appressa* presentó estomas hundidos (Cuadro 17) las dos especies de leguminosas presentan estomas ligeramente hundidos. El hundimiento de la cripta estomática varió de 3.8 a 10.6 μm (Cuadro 20); López (1991) encontró grosores para morfoespecies de nopal tunero con una oscilación de 0 a 50 μm .

La presencia de estomas hundidos en común en especies de nopal adaptados a climas áridos lo que se puede interpretar como una adaptación morfológico-fisiológica a condiciones de aridez y que también presentan tres especies evaluadas en este estudio.

Cuadro 19. Variación en el grosor de la cripta estomática en dos especies leguminosas y una gramínea

ESPECIE	PROFUNDIDAD DE LA CRIPTA ESTOMÁTICA	
	HAZ (μm)	ENVES (μm)
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	3.8 \pm 1.0	3.4 \pm 1.12
<i>Desmodium aparines</i>	4.5 \pm 0.9	
<i>Aristida appressa</i>	10.6 \pm 2.5	10.1 \pm 2.7

5.8 Frecuencia de tricomas

Las frecuencias de tricomas en gramíneas y leguminosas se presentan por mm² en el Cuadro 20 , donde se observa que en *Aristida appressa* se registró el mayor número de tricomas en el haz (106), mientras que en el envés la especie que tiene la mayor frecuencia fué *Rhynchelytrum repens* con 257 tricomas por mm². Según Esaú (1985), los tricomas son abundantes en plantas xerófitas ya que actúan contra la pérdida de agua y el exceso de radiación solar.

Cuadro 20. Frecuencia de tricomas en diferentes especies de gramíneas y leguminosas

ESPECIE	TRICOMAS EN EL HAZ (mm ²)	TRICOMAS EN EL ENVES (mm ²)
<i>Aristida appressa</i>	106 ± 17.5	151 ± 44.3
<i>Paspalum notatum</i>	23 ± 8.5	15 ± 4.7
<i>Paspalum plicatulum</i>	51 ± 22.7	70 ± 23
<i>Bromus anomalus</i>	37 ± 7.2	47 ± 7.7
<i>Rhynchelytrum repens</i>	91 ± 20.3	257 ± 34.5
<i>Desmodium aparines</i>	22 ± 5.6	7 ± 3.5
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	3 ± 1	0

5.9 Grosor cuticular

El grosor de la cutícula corresponde con el grado de xeromorfismo (Bolhar-Nordenkampf y Draxler, 1993). La función principal de la cutícula es minimizar la pérdida de agua de las plantas. La cutícula también protege a las plantas contra ataques físicos, químicos y biológicos (Gully *et al.*, 1997). En este mismo estudio se comparó el desarrollo de la cutícula en la aclimatación de hojas jóvenes en condiciones *in vitro* y de campo, los resultados sugieren que hay una mayor adición de ceras a la cutícula en condiciones de campo.

Este estudio reveló una variación de 6.5 a 2.2 μm en el grosor cuticular. *Paspalum plicatulum* presentó el valor más elevado con 6.5 μm , mientras que el mínimo valor lo obtuvo *Chamaecrista rotundifolia* con 2.2 μm . Las especies gramíneas mostraron una tendencia a presentar una cutícula más gruesa en un 50% con respecto a las especies leguminosas tanto en la epidermis superior como en la inferior (Cuadro 21). Dentro de éstas dos capas la epidermis superior mostró un mayor grosor con respecto a la capa inferior. Loera (1990) reportó que el grosor cuticular promedio para 43 morfoespecies de nopal tunero varió de 16.8 a 2.8 μm .

Aunque en este estudio los registros del grosor cuticular no fueron muy altos, se encuentran dentro de los valores observados para las especies xerófitas (Bolhar-Nordenkampf y Draxler, 1993).

Cuadro 21. Promedio de la variación en el grosor de la cutícula de la epidermis superior e inferior en especies leguminosas y gramíneas

ESPECIE	GROSOR DE LA CUTICULA EPIDERMIS SUPERIOR (μm)	GROSOR DE LA CUTICULA EPIDERMIS INFERIOR (μm)
<i>Paspalum plicatulum</i>	6.48 \pm 0.71	3.96 \pm 0.60
<i>P. notatum</i>	4.01 \pm 0.52	3.70 \pm 0.65
<i>Bromus anomalus</i>	4.0 \pm 0.95	3.30 \pm 0.82
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	2.2 \pm 0.80	2.10 \pm 0.70
<i>Rhynchelytrum repens</i>	3.86 \pm 0.76	2.40 \pm 0.60
<i>Aristida appressa</i>	4.35 \pm 0.52	2.30 \pm 0.65

5.10 Grosor de la hoja y grosor del mesófilo

En la mayoría de las dicotiledoneas mesofíticas, en el mesófilo de la hoja se distingue una capa superior de parénquima de empalizada y una capa inferior parénquima esponjoso. En cambio en las xerófitas el tejido de empalizada se presenta en ambas caras de la hoja y el tejido esponjoso está ausente o muy reducido (Esau, 1985). En las diferentes especies evaluadas el grosor de la hoja varió de 167.21 μm a 140.65 μm (Cuadro 22), *Chamaecrista rotndifolia* registró el

mayor valor (167.21 μm) y *Bromus anomalus* el valor mínimo (140.65 μm). Estos resultados son inferiores a los encontrados por (Ward y Woolhouse, 1986) para gramíneas en condiciones de crecimiento controlado y contrastando altas intensidades de luz, obteniendo valores máximos de 278 μm en condiciones de luz, sin embargo no sólo influye ésta variable en el grosor de la hoja ya que Ferris *et al.*, (1996) reportaron que el grosor aumenta o disminuye en base a la concentración de bióxido de carbono y la estación del año en que se registre.

Con respecto al grosor del mesófilo en este estudio los valores oscilaron entre 119.04 y 135.94 μm (Cuadro 22), *Chamaecrista rotundifolia* obtiene el valor máximo (135.94 μm) y *Bromus anomalus* el valor más pequeño (119.04 μm). Estos registros son similares a los encontrados por Ward *et al.*, (1986) para grosor del mesófilo en la especie gramínea *Paspalum conjugatum* en condiciones de altas intensidades de luz (135 μm).

En este estudio tanto el grosor de la hoja como el grosor del mesófilo no presentaron mucha variación y aunque el grosor de la hoja no es representativo de especies de desierto, el grosor del mesófilo de empalizada si está dentro de los grosores que presentan las plantas del desierto. Dentro de las adaptaciones estructurales inducida por la luz e influenciadas por las propiedades de difusión de los patrones de CO_2 y O_2 tenemos el grosor del mesófilo de empalizada (Bolhar-Nonderkampf y Draxle, 1993)..

Cuadro 22. Variación en el grosor de la hoja y el grosor del mesófilo de diferentes especies de leguminosas y gramíneas

ESPECIE	GROSOR DE LA HOJA (μm)		GROSOR DEL MESOFILO (μm)	
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	167.21	± 22.8	135.94	± 17.60
<i>Paspalum plicatulum</i>	158.02	± 13.2	129.00	± 21.38
<i>Aristida appressa</i>	154.01	± 22.4	125.08	± 12.82
<i>Desmodium aparines</i>	153.93	± 20.2	123.67	± 20.63
<i>Paspalum notatum</i>	150.84	± 12.4	121.59	± 20.76
<i>Rhynchelytrum repens</i>	144.75	± 12.9	120.12	± 16.70
<i>Bromus anomalus</i>	140.65	± 14.0	115.80	± 14.75

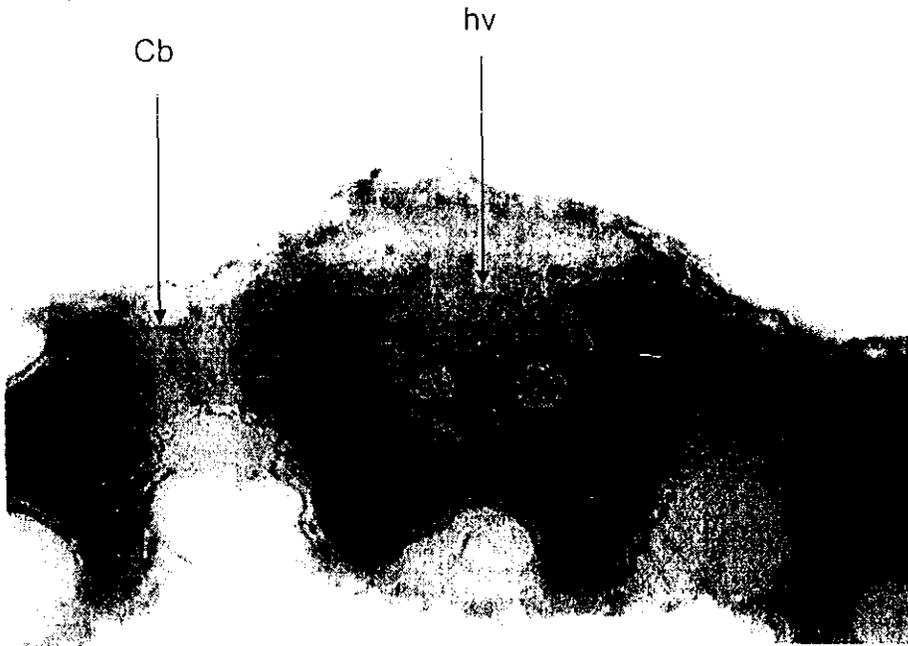


Fig. 19. Corte transversal de una hoja de *Paspalum notatum*, mostrando (hv) con haz de vaina típicas de plantas C-4, células buliformes (cb).



Fig 20. Corte transversal de una hoja de *Chamaecrista rotundifolia*, mostrando el parénquima de empalizada (Pe) y parénquima esponjoso (Ps)

VI. CONCLUSIONES

1. Bajo las condiciones del experimento, siete de las 21 especies probadas son potencialmente útiles para la rehabilitación de suelos degradados, por haber alcanzado la madurez fisiológica pese a las condiciones de déficit hídrico y baja fertilidad del suelo.
2. De las especies que alcanzaron la madurez fisiológica, el mayor potencial para la rehabilitación de suelos, expresado por la persistencia en condiciones de semiaridez, lo presentan las gramíneas *Aristida appressa*, *Rhynchelytrum repens* y *Paspalum notatum*, ya que se adaptaron mejor que las leguminosas a los suelos que presentan baja retención de humedad.
3. Por el mejor desarrollo y la mayor cobertura que presentaron las gramíneas *Paspalum notatum*, *Paspalum plicatulum* y *Rhynchelytrum repens*, así como la leguminosa *Chamaecrista rotundifolia*, estas especies representan las mejores opciones en cuanto a su utilización en la rehabilitación de suelos degradados.
4. Se ratificó la relación existente entre las adaptaciones anatómicas como: baja densidad de estomas, estomas hundidos, alta frecuencia de tricomas, y mayor grosor de cutícula; así como las adaptaciones fisiológicas como: tasa

fotosintética y metabolismo C-4 que presentan las especies estudiadas y su mejor desarrollo en condiciones de estrés hídrico.

VII. BIBLIOGRAFIA

Barrett, D. R., M. L. Freen and C. F. Cresswel. 1983. C3 and C4 photosynthetic and anatomical forms of *Alloterpsis semialata* (R. Br.) Hitchcock. I. Variability in photosynthetic characteristics, water utilization efficiency and leaf anatomy. *Ann. Bot.* 51 : 801-809.

Beadle, C.L. 1993. Growth analysis. En : Hall *et al.* (ed.). Photosynthesis and reduction in a changing environment. A field and laboratory manual. Chapman & Hall. UNEP. London. pp : 36-46.

Bidwell, R.G. 1979. Fisiologia Vegetal. Cano, C. G. (trad.). AGT (ed.) México. 762 p.

Bolhar-Nordenkamp H.R., and G. Draxler 1993. Funtional leaf anatomy. En : Hall *et al.* (ed.). Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual. Chapman & Hall. UNEP. London. pp : 91-127

Bradshaw, A., and Chadwick M. 1980. The restoration of land. The ecology and reclamation of delerict and degraded land. Blacwell Scientific Publications. Studies in ecology. USA. 404 p.

Brown, W.V. 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue.
Amer. J. Bot. 62(4) : 395-402.

Brutch, O. M. 1984. Pricky pear (*O. ficus indica*) cultivation in southern Africa. En :
Symposium on Agricultural use of Cactaceae. Prospect and Problems. 18 th.
Congress of Succulent Plant study. Frankfurt W. Germany. Manuscrito inédito.

Colegio de Postgraduados. 1977. Manual de conservación del suelo y agua.
S.A.R.H. Chapingo, México. 584 p.

Comisión Nacional de las Zonas Aridas. 1994. Plan de acción para Combatir la
desertificación en México. CONAZA. Secretaría de Desarrollo Social.
Cohauila, México. 80 p.

Cooper, J. P. 1970. Potential production and energy conversion in temperate and
tropical grasses. Herb. Abstr. 40 : 1-15.

Cronquist, A. 1986. Introducción a la botánica. Continental. 2da. ed. México.

Crookston, K.R. and D. N. Moss. 1974. Intervential distance for carbohydrate
transport in leaves of C₃ and C₄ grasses. Crop Science. 14 : 123-126.

- Curiel, B., A. 1985. Evaluación de los factores de erosión en el bosque La Primavera, Jalisco. Universidad de Guadalajara. *Tiempos de Ciencia* 1: 8-47.
- _____. 1989. Degradación actual y potencial de los suelos agrícolas de Zapopan, Jalisco. Tesis de Maestría. Escuela de Graduados, Universidad de Guadalajara. 90 p.
- Curiel, *et al.* 1996. Programa de manejo del bosque La Primavera. Universidad de Guadalajara. 201 p.
- Del Mar, P. L y A. L Larqué-Saavedra. 1990. Los Estomas de *Solanum cardiophyllum* Lindl. longitud, frecuencia e Índice estomático. *Agrociencia*. (1) 3 : 7-14.
- Dengler, N. G. *et al.* 1994. Quantitative leaf anatomy of C-3 and C-4 grasses (Poaceae) : bundle sheath and mesophyll surface area relationships. *Annals of Botany* 73 : 241-255
- Dissmeyer, R G. and G. R. Foster. 1981. Estimating the Cover-Management Factor (C) in the Universal Soil Loss Equation for Forest Conditions. *Journal Of Soil and Water conservation* 1 : 235-240.

Esau, E. 1977. Plant Anatomy. John Willy. New York. 767 p.

_____. 1985. Anatomía Vegetal. Omega. España. 779 p.

Estrada, B. y S. Ortíz. 1982. Plano de Erosión Hídrica del Suelo en México.

Geografía Agrícola, Universidad Autónoma de Chapingo, México. 3:23-27.

FAO. 1980. Metodología Provisional para la Evaluación de la Degradación de los

Suelos. FAO-PNUMA. Roma. 38 p.

Ferris, R. and G. Taylor. 1994. Stomatal characteristic of four native herbs following

exposure to elevated CO₂. Annals of Botany. 73 : 447-453.

Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México :

Vertebrados. Vegetación y Uso del Suelo. UNAM. México. pp : 75-78.

Franco, A. P., A. Soyza, and P. Virginia. 1994. Effects of plant size and water

relations on gas exchange and growth of the desert shrub *Larrea tridentata*.

Oecologia 97 :171-178.

- Gallaher, R. N., D. A. Ashley and R. H. Brown. 1975. ^{14}C -photosynthate traslocation in C_3 and C_4 plants as related to leaf anatomy. *Crop Science*. 15 : 55-59.
- Garcidueñas, R. M. y M. Rovalo. 1985. *Fisiología vegetal aplicada*. Mc Graw Hill. 3^a. ed. México. 302 p.
- Gieck, K. 1981 *Manual de Fórmulas Técnicas. Representaciones y Servicios de Ingeniería*. 18ava. Ed. México.
- Gilly, C., R. Rohr and A. Chamel. 1997. Ultrastructure and radiolabelling of leaf cuticles from ivy (*Hedera helix* L.) plants *in vitro* and during *ex vitro* acclimatization. *Annals of Botany*. 80 : 139-145.
- Golberg, A. D. *et al.* 1991. Relaciones hídricas y comportamiento genotípico en trigo : 11. Ensayo 1988. En : *Mejoramiento de la resistencia a la sequía en trigo*. Kohli, M.M. (ed.). Memoria. Marcos Juárez, Argentina. CYMMYT.
- Golovko, T. R. y O. Lavrinenko. 1994. Effect on stand density of annual Rye Grass on leaf area and plant productivity. *Russian Journal of Plant Physiology*. 4 (3) :331-337.

- Grime, P. J. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa. México. 291 p.
- Harker, D. *et al.* 1993. Landscape Restoration Handbook. Lewis Publishers. USGA (ed.). Boca Raton, Florida. pp : 19-66.
- Instituto de Recursos Mundiales. 1993. Hacia el desarrollo sustentable 1992-1993. Oxford University Press. Ed. Banco Interamericano de Desarrollo. pp : 300-301.
- Kemp, P. R., G.L.Cunningham and H.P. Adams. 1983. Specialization of mesophyll morphology in relation to C-4 photosynthesis in the Poaceae. *Amer. J. Bot.* 70 (3) : 349-354.
- Killham, K. 1994. Soil ecology. Cambridge University Press. Gran Bretaña. pp : 151-158.
- Kirby, M.J. y R.P. Morgan. 1984. Erosión de suelos. Limusa. México. pp. 78-82.
- Kortschak, H. P. 1965. Fotosíntesis C-4. En : Bidwell, R.G. 1979. Fisiología Vegetal. Cano, C. G. (trad.). AGT (ed.) México. 762 p.

Koslowski, T.T. 1983. Water Deficit and Plant Growth. Vol. VII. Academic Press Inc.
New York. pp. 278-315.

Kramer, P.J. 1980. Water relations of plants. Academic Press. New York. 449 p.

Larcher, W. 1977. Ecofisiología vegetal. Omega. Barcelona, España. 305 p.

Leegood, R.C. 1993. Carbon metabolism. En : Hall *et al.* (ed.). Photosynthesis and
production in a changing environment. A field and laboratory manual.
Chapman & Hall. UNEP. London. pp : 91-127

León de la Luz, J. L. y L. Fanjul. 1985. Movimiento estomático y mecanismo
adaptativos de diversas poblaciones de *Simmondsia chinensis* (Link)
Schneider en el noroeste de México. Biótica. (10) 1 : 7-17.

Loera, Q. M. 1990. Estudio morfológico-anatómico de la epidermis de morfoespecies
cultivadas y silvestres de nopal (*Opuntia spp.*) tunero. Tesis Licenciatura.
Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. 48 p.

Longstreth, D.J., T.L. Hartsock and P.S. Nobel. 1980. Mesophyll cell properties for
some C-3 and C-4 with high photosynthetic rates. *Physiol. Plant.* 48 : 494-498.

- López, A. L. 1991. Estudio anatómico-fisiológico comparativo en morfoespecies de nopal (*Opuntia spp.*) tunero. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. 45 p.
- Ludlow, M.M., G. L. Wilson and M. R. Heslehurst. 1974. Studies on the productivity of tropical pasture plants. V. Effect of shading on growth, photosynthesis and respiration in two grasses and two legumes. Australian J. Agric. Res. 25 : 425-433.
- Lush, W. M. and L.T. Evans. 1974. Traslocation of photosynthetic assimilate from grass leaves, as influenced by environment and species. Aust. J. Plant Physiol. 1 : 417-431.
- Mahler, D. H. and J. Walther. 1990. Habitat Restoration on a Central Texas. En : J. Berger (ed.). Restoring the Earth. USA. pp. 160-169.
- Mansfield, T. A., A. M. Hetherington and C.J. Atkinson. 1990. Some current aspects of stomatal physiology. Annu. Rev. Plant Physiol. And Mol. Biol. 41 : 55-75.
- Maya, C. A. y J. B. Kohashi-Shibata. 1976. Distribución de estomas en la primera hoja de plántulas de cuatro razas de maíz. Agrociencia. 24 : 3-22.

- Muchow, R. C., and T.R. Sinclair. 1989. Epidermal Conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell and Environment*. 12: 425-431.
- Nobel, P. 1974. *Biophysical Plant Physiology*. W.H. Freedman and Co. USA. 488 p.
- _____. 1991. *Physicochemical on Environmental Plant Physiology*. Academic Press, Inc. USA. 97 p.
- Nobel, P.S. I., N. Forseth and S.P. Long. 1993. Canopy structure and light interception. En : Hall *et al.* (ed.). *Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A field and Laboratory manual*. Chapman & Hall. UNEP. London. pp : 80-85
- Nordenkamp, D. 1985. *Techniques in bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press. USA. pp. 107-114.
- Oguro, H., K. Hinata and S. Tsunoda. 1985. Comparative anatomy and morphology of leaves between C-3 and C-4 species in *Panicum*. *Annals of Botany*. 55 : 859-869.

- Parsons, R. L. 1987. Respuestas de las plantas a la deficiencia de agua.. En:
Christiansen, N.M. y C.F. Lewis (eds.). Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. Limusa. México. pp. 211-232.
- Pérez, R. N. y B.A. Curiel. 1990. Efecto de la erosión en cobertura de pino en el bosque La Primavera, Jalisco. *Tiempos de Ciencia* 21: 29-31.
- Pimienta, B. E. 1987. Partición de materia seca y su relación con el desarrollo fenológico de la papita (*Solanum cardiophyllum* y *S. ehrenbergii*) de monte. En : Memoria XIII Reunión (ALAP)Asociación Latinoamericana de la Papa (ed.). Panamá. pp. 242-254.
- Pimienta, B. E. M.Q. Loera y A.L. López. 1991. Estudio Anatómico Comparativo en Colectas del Subgénero *Opuntia*. *Agrociencia*, 4 (3): 7-21.
- Quizenberry, E. J. 1987. Mejoramiento de la planta para resistencia a la sequía y el aprovechamiento de agua. pp. 223-256. En: Christiansen, N.M. y C.F. Lewis (ed.). Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. Limusa. México.

Reyna, B. O. 1989. Estudio de la vegetación de la Reserva Forestal de La Primavera. Tesis Licenciatura. Facultad de Agronomía. Universidad de Guadalajara pp. 15-16.

Rhyzopoulou, S. 1990. Physiological responses of *Capparis spinosa* L. to drought. *Plant Physiology*. 136: 341-348+

Roselli, G., G. Benelli and D. Morelli. 1989. Relationship between stomatal density and winter hardiness in olive (*Olea europea* L.). *J. of Hort. Sci.* (64) 2 : 199-203.

Salisbury, F. B. and C.W. Ross. 1978. *Plant Physiology*. Wadworth Publishing Co. Belmont, California. 422 p.

_____. 1988. *Plant Physiology*. 2da. ed. Wadworth Publishing Co. Belmont, California. pp. 136-173.

Sánchez, V. A. 1988. Isoerodetas del Estaso de Jalisco. Tesis Profesional. Facultad de Agronomía, Universidad de Guadalajara. 34 p.

- Sena, A. R. and T.T. Kozlowski. 1987. Stomatal Characteristics, leaf waxes, and transpiration rates of *Theobroma cacao* and *Hevea brasiliensis* seedlings. *Annals of Botany* 61: 425-432.
- Sengupta, M. 1993. Environmental Impacts of Mining Monitoring, Restoration and control. Lewis Publishers. 474 p.
- SEMARNAP, PNUMA y CULTURA ECOLOGICA A. C. 1996. Breviario Ambiental Mexicano. Plan Sectorial Forestal y de Suelos. SEMARNAP, PNUMA y CE (eds.). CD Room.
- Skerman, P. J., D.G. Cameron y F. Riveros. 1991. Leguminosas forrajeras tropicales. FAO. Roma. 316 p.
- Smith, B. N. and W. V. Brown. 1973. The Kranz syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *Am. J. Botany*. 60 : 505-513.
- Sojka, L.A., L. H. Stolay and R.A. Fisher. 1985. Seasonal drought response of select wheat cultivares. *Agron. J.* 73 : 834-844.
- Taylor, A. O., A. J. Rowley. 1971. Plants under climatic stress. II. Low temperature high light effect on photosynthesis. *Plant Physiol.* 47 : 713-718.

- Teare, I. D. *et al.* 1973. Water use efficiency and its relation to crop canopy area, stomata regulation and root distribution. *Agron. J.* 65 : 207-211.
- Turner, N. C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficit in crop plants. En : H. Musell y R.C. Slaplen (eds.). *Stress physiology in crop plants.* John Wiley and Sons. New York. pp : 341-371.
- Villalpando, F. y E. García. 1993. *Agroclimatología del estado de Jalisco.* Universidad de Guadalajara. México. 39 p.
- Villalpando, O.K. 1986. Uso de plantas silvestres como una ecotécnica sencilla para la restauración ecológica de áreas con una fuerte erosión con miras a restablecer su reordenamiento. UNAM. Facultad de Ciencias. División Estudios de Postgrado. México. 45 p.
- Ward, D. A. H. W. Woolhouse. 1986. Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C-4 grasses from open and shaded habitats. I. Gas exchange, leaf anatomy and ultrastructure. *Plant, Cell and Environment.* 9 : 261-270.