



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS

**RESPUESTAS FUNCIONALES A DOS NIVELES DE
HUMEDAD DE GRAMÍNEAS NATIVAS Y EXÓTICAS EN
PASTIZALES SEMIÁRIDOS DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE**

Tesis que presenta

Silvia Margarita Carrillo Saucedo

Para obtener el grado de

Maestra en Ciencias Aplicadas

En la opción de

Ciencias Ambientales

Codirectores de la Tesis:

Dr. José Tulio Arredondo Moreno

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald

San Luis Potosí, S.L.P., a Octubre de 2007



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “**Respuestas funcionales a dos niveles de humedad de gramíneas nativas y exóticas en pastizales semiáridos del Desierto Chihuahuense**” presentada para obtener el Grado de Maestra en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **Silvia Margarita Carrillo Saucedo** y aprobada el **8 de Octubre de 2007** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. José Tulio Arredondo Moreno
(Codirector de la tesis)

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald
(Codirector de la tesis)

Dr. Joel David Flores Rivas
(Asesor de la tesis)



Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Invernadero y en el Laboratorio de Ingeniería Ambiental de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la codirección de los doctores José Tulio Arredondo Moreno y Elisabeth Huber-Sannwald.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-202400) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Este trabajo fue realizado con apoyo de los proyectos CONACYT Fondos Sectoriales SEMARNAT 2004-357 y SEMARNAT 2004-410.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 013 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 12 días del mes de octubre del año 2007, se reunió a las 08:30 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. José Luis Flores Flores	Presidente	UASLP
Dr. Joel David Flores Rivas	Secretario	IPICYT
Dra. Elisabeth Huber- Sannwald	Sinodal	IPICYT
Dr. José Tulio Arredondo Moreno	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS APLICADAS
EN LA OPCIÓN DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó la C.

Silvia Margarita Carrillo Saucedo

sobre la Tesis intitulada:

Respuestas Funcionales a dos Niveles de Humedad de Gramíneas Nativas y Exóticas en Pastizales Semiáridos del Desierto Chihuahuense

que se desarrolló bajo la dirección de

Dra. Elisabeth Huber- Sannwald
Dr. José Tulio Arredondo Moreno

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 11:10 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fé el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 12 días del mes octubre de 2007.

L.C.C. Ivonne Lizette Cuevas Velez
Jefa del Departamento de Asuntos Escolares

Dr. Marcial Bonilla Martín
Secretario Académico



Dedicatorias

Quiero dedicar esta tesis a mi familia.

A mi papá, quien con su ejemplo de dedicación, esfuerzo, trabajo y estudio, me impulsa a seguir adelante. En mi memoria la imagen que mas recuerdo de ti y que me gusta tener presente es cuando estás sentado con tu nivelador, en el taller, enderezando los rines mientras platicas con algún cliente ó con mis hermanos, siempre de buen humor.

A mi madre, por su ánimo de lucha incansable y su alegría de vivir. Siempre dispuesta a ayudar a las personas en especial a mí.

A mis hermanos: Felipe, Jorge, Roberto, Luis, Julio y Emmanuel por sus vidas, su aprecio, entusiasmo y la gallardía que los caracteriza.

A mis tíos y primos.

Todos ustedes han sido y serán un pilar muy fuerte en mi vida, los quiero mucho!

Agradecimientos

A los Dres. Tulio Arredondo Moreno y Elisabeth Huber-Sannwald por su paciencia, disposición y ayuda durante el trabajo de tesis.

Al Dr. Joel Flores Rivas por la revisión al trabajo de tesis y su disposición.

Al Dr. José Luis Flores por aceptar participar como sinodal y por la revisión del trabajo.

A mis profesores: Dr. José Luis Flores, Dr. Leonardo Chapa, Dr. Joel Flores, Dra. Elisabeth Huber-Sannwald y Dr. Tulio Arredondo por los conocimientos y su visión de la ecología que compartieron durante las clases.

A mi familia, por su apoyo, comprensión, cuidado y oraciones.

A mis queridos amigos: Angélica, Eduardo, José Miguel, Beatriz y Carol, han sido como una familia para mí, gracias por su preocupación, por sus consejos, por las alegrías, las tristezas y la amistad compartida en este tiempo.

A mis compañeros de generación Mónica, Napoleón, Belem, José Luis, José, Bety, Manuel, Perla, Víctor Manuel y Guillermo gracias porque juntos pasamos desvelos, salidas al campo, su conocimiento compartido y los ratos de esparcimiento después de un examen.

A las personas que durante mi paso por tierras potosinas hicieron que mi estancia fuera muy grata: Kena, María Luisa, Edith, Pily, Jorge, Miguel Ángel, Leonardo, Felipe, Compeán, Gustavo, Gabriela, Sandra, Aurora, Gris, Andrés, Blanca y Ray.

A las personas que colaboraron con su conocimiento ó ayuda en el trabajo de invernadero y de laboratorio: Dr. Ricardo Casas, M. en C. Griselda Chávez, Paulina Demeneghi y Laura Concostrino, y a los estudiantes de servicio social Lulú, Gabriela y Alfredo

A la familia Aguirre, por su hospitalidad durante la estancia realizada en la Universidad Estatal de Nuevo México.

A Francisco y Diana, por su amistad y consejos.

Al CONACYT, por la beca que permitió mi manutención y los estudios realizados.

Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatorias	v
Agradecimientos	vi
Contenido	vii
Lista de tablas	ix
Lista de figuras	x
Anexos	xii
Resumen	xiv
Abstract	xv
Introducción	1
Capítulo 1. Ensayos preliminares	10
1.1. Materiales y método	10
A. Germinación en cámara de crecimiento	10
B. Germinación en invernadero	14
1.2. Resultados	17
A. Ensayo de germinación en cámara de crecimiento	17
Sin tratamiento previo	17
Tratamiento de lavado	18
Tipo al suelo	19
B. Ensayo de germinación en invernadero	19
Germinación	19
Determinación del tamaño mínimo de las plántulas y de la resistencia a sequía	20
1.3. Síntesis y conclusión del estudio preliminar	24
Capítulo 2. Evaluación de la resistencia a sequía en plántulas de gramíneas nativas y exóticas	25
2.1 Materiales y métodos	25
Diseño experimental	25
Tratamientos de humedad	27
Variables de respuesta	28
Contenido de amonio y nitrato en el suelo	29
Análisis estadístico	30
2.2 Resultados	31
a. Variables de crecimiento	31
Biomasa	31
Área foliar	32
Longitud radical total	32
b. Variables morfológicas	33

Número de hojas y tallos	33
c. Variables de asignación de biomasa	35
Área foliar específica	35
Longitud radical específica	36
Proporción raíz:tallo	37
Densidad de tejido foliar	38
Densidad de tejido radical	39
d. Variables fisiológicas	40
Potencial hídrico de la hoja	40
e. Variables del suelo	42
Contenido de amonio	42
Contenido de nitrato	42
Capítulo 4. Discusión	44
Capítulo 5. Conclusiones	50
Literatura Citada	52
ANEXOS	57

Lista de tablas

1. Principales características de origen, forma de vida, uso y fuente de información de las especies utilizadas en el ensayo preliminar.	11
2. Lista de las especies nativas y exóticas utilizadas en los experimentos, las fechas u lugares de colecta de semilla y el número de plantas madre.	12
3. Contenido de humedad de suelo para los dos tratamientos de humedad.	15
4. Diseño del experimento para examinar la resistencia de plántulas a diferentes tratamientos de sequía.	16
5. Tabla comparativa donde se muestra el total de semillas sembradas, el número de semillas que germinaron, la mortalidad ocasionada por el cambio de humedad y el promedio de semillas germinadas por maceta para cada tratamiento.	23
6. Diseño Experimental	26

Lista de figuras

1. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las especies nativas: **Bocu** = *Bouteloua curtipendula* y **Bogr** = *B. gracilis*; especies exóticas: **Peci** = *Pennisetum ciliaris*; **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba*; **Paco** = *Panicum coloratum* y **Mere** = *Melinis repens*. $P < 0.0001$. 17

2. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las semillas con o sin tratamiento de lavado. Especies nativas: **Bocu** = *Bouteloua curtipendula* y **Bogr** = *B. gracilis*; especies exóticas: **Peci** = *Pennisetum ciliaris*; **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba* y **Mere** = *Melinis repens*. Interacción especie*lavado $P=0.1194$. 18

3. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las semillas sembradas en dos tipos de suelo en la cámara de crecimiento. Especies nativas: **Bogr** = *B. gracilis*; especies exóticas: **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba* y **Mere** = *Melinis repens*. Interacción especie*tipo de suelo $P=0.9208$. 19

4. Promedios del porcentaje de germinación en 100 semillas sembradas en dos tipos de suelo. Especies: **Peci** = *Pennisetum ciliaris*; **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba* y **Paco** = *Panicum coloratum* 20

5. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las especies utilizadas en el ensayo principal. Especie Nativa: *B. gracilis*; Especies Exóticas: *E. lehmanniana* y *M. repens*. $P < 0.0001$. 21

6. Número de semillas germinadas por día para las especies *B. gracilis*, *M. repens* y *E. lehmanniana*, en condiciones de invernadero a capacidad de campo 22

7. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la biomasa total, aérea y de raíces (interacción especie*humedad*cosecha (total, $P=0.4836$; aérea, $P=0.5118$; raíces, $P=0.8487$). 31

8. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del área foliar de las tres especies, a dos niveles de humedad en dos cosechas (interacción especie * humedad * tiempo; $P=0.4527$). 32

9. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la longitud radical total para tres especies, dos fechas de cosecha y dos tratamientos de humedad (interacción especie*humedad*tiempo $P=0.4944$). 33

10. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del número de hojas para las tres especies, bajo dos tratamientos de sequía para dos fechas de cosecha (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0448$). 34
11. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del número de tallos para las tres especies, los dos tratamientos de sequía para las dos fechas de cosecha (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.4906$). 35
12. Promedios (\pm error estándar) del área foliar específica para las tres especies, dos tratamientos de sequía y dos fechas de cosechas (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.6848$). 36
13. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la longitud radical específica para las tres especies, los dos tratamientos de sequía, y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0338$). 37
14. Promedios (\pm error estándar) de la proporción raíz/tallo para las tres especies, los dos tratamientos de sequía y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha; $P=0.3414$). 38
15. Promedios (\pm error estándar) de la densidad del tejido foliar para las tres especies, dos tratamientos de sequía, y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.7827$). 39
16. Promedios (\pm error estándar) de la densidad del tejido radical para las tres especies, dos tratamientos de humedad y dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0140$). Las letras muestran comparaciones entre tratamientos ($P=0.0140$). 40
17. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) el potencial hídrico para las tres especies, dos tratamientos de sequía y las dos fechas (interacción especie*humedad*cosecha*hora, $P=0.0226$). 41
18. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del contenido de amonio para las tres especies, dos tratamientos de sequía y dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.1417$). 42
19. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del contenido de nitratos para las tres especies, dos tratamientos de humedad y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.2737$). 43

Anexos

1. **Tabla 1.** ANOVA del porcentaje de germinación de las especies nativas y no nativas. 57
2. **Tabla 2.** ANOVA del porcentaje de germinación de las especies con tratamiento de lavado. 57
3. **Tabla 3.** ANOVA del porcentaje de germinación de las especies con tratamiento de dos tipos de suelo. 57
4. **Tabla 4.** ANOVA del porcentaje de germinación de las especies *B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens* en condiciones de invernadero. 57
5. **Tabla 5.** ANOVA de la biomasa total para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días) 58
6. **Tabla 6.** ANOVA de la biomasa aérea para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días). 58
7. **Tabla 7.** ANOVA de la biomasa de raíces para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días). 58
8. **Tabla 8.** ANOVA del área foliar para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días). 59
9. **Tabla 9.** ANOVA de la longitud radical total para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días). 59
10. **Tabla 10.** ANOVA del número de hojas para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días). 59
11. **Tabla 11.** ANOVA del número de tallos para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y

80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	60
12. Tabla 12. ANOVA del área foliar específica para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	60
13. Tabla 13. ANOVA de la longitud radical específica para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	60
14. Tabla 14. ANOVA de la proporción raíz:tallo para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	61
15. Tabla 15. ANOVA de la densidad del tejido foliar para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	61
16. Tabla 16. ANOVA de la densidad del tejido radical para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	61
17. Tabla 17. ANOVA del potencial hídrico para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días) a dos horas del día (preamanecer y medio día).	62
18. Tabla 18. ANOVA del contenido de amonio en el suelo para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	62
19. Tabla 19. ANOVA del contenido de nitrato en el suelo para tres especies (<i>B. gracilis</i> , <i>E. lehmanniana</i> y <i>M. repens</i>) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).	63

Resumen

RESPUESTAS FUNCIONALES A DOS NIVELES DE HUMEDAD DE GRAMÍNEAS NATIVAS Y EXÓTICAS EN PASTIZALES SEMIÁRIDOS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

PALABRAS CLAVE. *Bouteloua gracilis*, *Eragrostis lehmanniana*, *Melinis repens*, invasión de especies, fisiología, crecimiento, biomasa, sequía

La invasión de especies es un fenómeno en el cual una especie se introduce deliberada o accidentalmente a un nuevo hábitat, en donde logra establecerse y producir individuos fértiles, desplazando a las especies nativas y alterando el hábitat para asegurar su persistencia. Es un fenómeno de dimensiones globales con graves repercusiones en los ecosistemas. Recientemente, los pastizales semiáridos del centro de México en donde *B. gracilis* es la especie dominante se han visto afectados por la invasión de gramíneas africanas. El éxito de las especies invasoras depende, de sus características funcionales de las especies tales como; el crecimiento, la asignación de biomasa, fisiología y en como estas influyen su medio. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue: Bajo dos condiciones de humedad, examinar rasgos funcionales (crecimiento, asignación de biomasa, morfología, fisiología y captura de nutrientes) de plántulas de un especie nativa (*B. gracilis*) con las de una especie exótica exitosa (*E. lehmanniana*) y un exótica poco exitosa (*M. repens*). El experimento fue realizado bajo condiciones de invernadero. Los resultados mostraron que *E. lehmanniana* presenta características de mayor capacidad de crecimiento que incluyeron, una alta producción de biomasa, longitud radical y área foliar en comparación con las otras dos especies, las cuales por su parte fueron bastante similares entre sí. En cuanto a la distribución de biomasa, *E. lehmanniana* la asigna principalmente a sus hojas, además de presentar un potencial hídrico en las hojas menos negativo en comparación con las otras dos especies. Las características exhibidas por *E. lehmanniana* sugieren que posee ventajas en el estado de plántula en cuanto al tamaño y la adquisición de recursos (luz, nutrientes) aún bajo condiciones de sequía. Mientras que *M. repens*, es una especie que presenta características muy similares a la especie nativa lo cual sugiere que existe traslapo en la adquisición de recursos. Este trabajo sirve como una base para identificar características funcionales clave en el éxito actual de la invasión de especies en zonas áridas y permite además, identificar características potenciales de invasión por especies no exitosas en futuros escenarios del cambio ambiental global.

ABSTRACT

FUNCTIONAL RESPONSES TO TWO LEVELS OF SOIL HUMIDITY BY NATIVE AND EXOTIC GRASSES OF THE SEMIARID GRASSLAND IN THE CHIHUAHUAN DESERT

KEY WORDS. *Bouteloua gracilis*, *Eragrostis lehmanniana*, *Melinis repens*, invasive species, physiology, growth, biomass, drought.

The invasion of species refers to a phenomenon where one species is introduced deliberately or accidentally in a new habitat where it establishes and produces fertile individuals, replaces native species and alters the habitat to guarantee its persistence. This phenomenon is of global dimension with important repercussions on global ecosystems. Recently, the semiarid grasslands in Central Mexico, where *Bouteloua gracilis* is the dominant species have been affected by the invasion of African grasses. The success of an invasive species depends on its functional characteristics such as growth, biomass allocation, physiology and its influence on soil resource availability. The objective of this study was: to compare functional characteristics of seedlings (growth, biomass allocation, morphology, physiology and uptake of nutrients) among a native (*B. gracilis*) and a successful exotic species (*Eragrostis lehmanniana*) and a less successful exotic species (*Melinis repens*) under two conditions of humidity. The experiment was conducted under greenhouse conditions. The main results showed that *E. lehmanniana* displays characteristics suggesting a greater capacity of growth including greater biomass, root length and leaf area in comparison to the other two species, which were relatively similar in their responses. *Eragrostis lehmanniana* allocated most of the biomass to the leaves and presented the lowest leaf water potential in comparison with the other two species. The characteristics exhibited by *E. lehmanniana* suggest clear advantages at the seedling stage with respect to both size and acquisition of resources (light and nutrients) under drought conditions. *Melinis repens* displays very similar characteristics as the native species suggesting overlap in resource use. This work provides first insight into key functional characteristics that explain the success of the invasion of species in arid zones and allows also identifying potential characteristics of invasion by non successful species in future scenarios of global environmental change.

INTRODUCCIÓN

La invasión de especies exóticas y la expansión de especies introducidas es un problema de dimensiones globales y es uno de los factores que determinan el cambio ambiental global (Vitouseck *et al.*, 1997; Levine *et al.*, 2003). Este fenómeno va en aumento facilitado por el comercio, la apertura de nuevas vías de comunicación y la introducción deliberada de especies (Mack *et al.*, 2000). Se entiende por invasión el fenómeno por el cual una especie es introducida deliberada o accidentalmente a un hábitat nuevo, y en donde logra establecerse y producir individuos fértiles, desplazando eventualmente a las especies nativas y alterando el hábitat para asegurar su persistencia (Mack *et al.*, 2000). Se menciona que una especie es invasora cuando ésta supera sus barreras ambientales, geográficas y de dispersión natural, colonizando nuevos sitios donde tendrá descendientes exitosos por varias generaciones (D' Antonio *et al.*, 1999; Hierro *et al.*, 2005). Algunas hipótesis proponen que el éxito de estas especies se debe entre otros factores; a la carencia de enemigos naturales, al aprovechamiento de recursos no utilizados por las especies nativas, a la síntesis y exudación de compuestos químicos (ej. alelopatía), así como a su fácil adaptación al disturbio, entre otras (Hierro *et al.*, 2005). Se ha observado que las invasiones biológicas pueden alterar los procesos de los ecosistemas causando cambios en su composición, estructura y función. En el estudio publicado por Vitouseck (1992), se discuten tres formas por las cuales una invasión biológica puede modificar un ecosistema, 1) cuando las especies invasoras alteran los niveles en

las tasas de abastecimiento de nutrientes, 2) cuando éstas alteran la estructura trófica de las áreas invadidas y 3) cuando alteran los regímenes naturales de disturbio del área invadida.

Las comunidades vegetales de los ecosistemas áridos y semiáridos son lugares propicios para la invasión debido al disturbio antropogénico generado por la ganadería, el cambio de uso de suelo a agricultura y a la re-vegetación de zonas degradadas (Ford, *et al.*, 2004). Se estima que el problema de invasión de especies exóticas aumentará en los próximos diez años con impactos negativos en los ecosistemas (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Un ejemplo clásico de invasión en zonas áridas proviene de la gramínea euroasiática anual *Bromus tectorum*, la cual fue introducida a Norteamérica en el siglo XIX (Mack, 1989), y hasta la fecha ha transformado 500,000 km² de la estepa de Sagebrush (*Artemisia tridentata*) (Whisenant, 1990). Las características que han permitido el éxito de esta especie son; su alta plasticidad genética, su rápida adaptación en sistemas sin pastoreo, el número y la alta viabilidad de las semillas, su ciclo de vida (anual), el crecimiento del sistema radical durante el invierno cuando las especies perennes están en letargo y el amplio rango de temperatura para su germinación (0 a 40 °C) (Pyke y Novak, 1992). Algunos estudios han reportado que la invasión de *B. tectorum* causa alteraciones en la frecuencia de los fuegos y cambios en el ciclaje de nutrientes (D'Antonio y Vitouseck, 1992; Booth *et al.*, 2001; Evans *et al.*, 2001) y de agua (Whisenant, 1990; Booth *et al.*, 2003). El éxito de esta especie se relaciona mucho a sus características como plántula. Se ha encontrado que durante el estado de plántula *B. tectorum* presenta altas tasas de crecimiento

relativo que le permite competir exitosamente con las plántulas nativas (Arredondo *et al.*, 1998).

En América, la introducción de gramíneas africanas y europeas ocurrió a principios del siglo XVII de forma inadvertida aunque mas adelante, en los siglos XIX y XX, se introdujeron deliberadamente algunas especies con el fin de aumentar la producción ganadera. La selección de estas gramíneas estuvo definida por sus características de tolerancia a sequía, su facilidad de establecimiento en comparación con las especies nativas y su alta productividad (biomasa en pie). Entre las gramíneas importadas que exhibían estas características destacan *Pennisetum ciliare* (L.) Link. (syn. *Cenchrus ciliaris*), *Eragrostis lehmanniana* Nees, *E. curvula* (Schrad.) Nees y *Panicum coloratum*. La capacidad de estas especies para dispersarse y establecerse naturalmente ha permitido que algunas de ellas se transformen en especies invasoras exitosas en los desiertos Chihuahuense y Sonorense. Como ejemplo de esto se encuentran los reportes de la invasión de *Pennisetum ciliaris* (zacate bufel) en el Desierto Sonorense. Entre sus características generales destaca una alta producción de biomasa, su capacidad de florecer varias veces al año si existe humedad disponible y la alta producción de semilla, así como su resistencia al fuego y su tolerancia a la sequía (Chambers y Oshant, 2004).

En nuestro país aproximadamente el 23% del territorio nacional (630,000 km²) está ocupado por el Desierto Chihuahuense que es el más grande de Norteamérica. Se extiende desde el norte de Nuevo México, EUA, hasta el sur de San Luis Potosí, Méx., (INEGI, 2007). Los pastizales semiáridos forman parte de este sistema y se caracterizan por presentar climas secos con largas épocas de

sequía, baja precipitación anual (280-420mm) y fluctuaciones de temperatura contrastantes. Estas comunidades se encuentran dominadas por un estrato herbáceo de gramíneas, principalmente del género *Bouteloua*, ocupando del 10 al 12% del territorio nacional (Rzedowsky, 1978). *Bouteloua gracilis* es una gramínea C₄, que se identifica como la especie clave de los pastizales semiáridos porque contribuye con 80% de la Productividad Primaria Neta y porque controla los procesos biogeoquímicos de la comunidad (Hyder *et al.*, 1971, Lauenroth *et al.*, 1994). Es una especie que además tolera altas presiones de pastoreo, los fuegos naturales frecuentes y episodios de sequía intensa (Fair *et al.*, 1999). *Eragrostis lehmanniana*, Nees, por otro lado, es una gramínea perenne originaria del Sur de África que fue introducida al Desierto Chihuahuense para detener la erosión del suelo y como forraje para el ganado. Está bien adaptada a la sequía y es también tolerante al pastoreo y fuego (COTECOCA, 1995; Chambers y Oshant, 2004). En un estudio realizado por Fernández y colaboradores (2002) se comparó *E. lehmanniana* con la nativa *Bouteloua eriopoda* bajo condiciones de sequía. Sus resultados mostraron que *E. lehmanniana* no declinó su producción de biomasa bajo sequía, y que además la biomasa fue mayor comparada con la producida por la especie nativa. Esta es una especie que ya se ha reportado como una invasora importante en algunas áreas de pastizal de Chihuahua. Interesantemente, algunas especies de gramíneas exóticas de similar origen no han podido establecerse y dominar comunidades vegetales a pesar de su largo historial de introducción. Un ejemplo clásico en México se refiere a la especie *Melinis repens* (anteriormente; *Rhynchelytrum repens*) una gramínea perenne de vida corta y en otros casos anual (Chambers y Oshant, 2004), la cual, a pesar de poseer las características de

una invasora potencial (ej. alta producción de semilla, dos periodos reproductivos por año) no ha logrado invadir pastizales dominados por *B. gracilis*, aunque es exitosa en la colonización de sitios pedregosos y de suelos someros (*com. pers.* Arredondo y Huber-Sannwald) dominados por *B. curtipendula*.

La investigación actual que trata de dilucidar qué factores intervienen en el éxito de invasión de algunas especies como invasoras, se ha enfocado en varios frentes. Algunos estudios han enfatizado las diferencias fisiológicas entre especies nativas e invasoras (Williams y Black, 1994; Arredondo *et al.*, 1998; Williams y Baruch, 2000; Reich *et al.*, 2000; Mcg King y Wilson, 2006), otros estudios han remarcado la capacidad de las especies para alterar su hábitat (D'Antonio y Vitouseck, 1992; Ehrenfeld *et al.* 2001; Brooks, 2003; Booth *et al.*, 2003; Humphrey y Shupp, 2004; Stinson *et al.*, 2006), y otros mas se han enfocado sobre el papel de las relaciones simbióticas con microorganismos del suelo (Richardson *et al.*, 2000; Bray *et al.*, 2003; Klironomos, 2003; Moora *et al.*, 2004; van der Heijden, 2004; Belnap *et al.*, 2005; Reinhart y Callaway, 2006).

La mayoría de los estudios han examinado varias características inherentes de las especies en el estado adulto y existen pocos estudios sobre plantas invasoras a nivel de plántula. Sin embargo, la fase de plántula es la mas crítica en ecosistemas poco productivos y principalmente en zonas áridas, donde el recurso agua podría ser una limitante clave en el establecimiento (Upadhyaya *et al.*, 1986; Anderson, 1996). Se ha mencionado que la resistencia de algunas comunidades a la invasión de especies exóticas estriba en la capacidad de estas para impedir el establecimiento de plántulas de especies invasoras, como el mantenimiento de bajos niveles de humedad o otro tipo de recursos (Medina *et al.* 2007). De ahí que

sea fundamental explicar qué caracteres en plántulas contribuyen al establecimiento exitoso en comunidades naturales.

Con respecto a estos caracteres, algunos modelos han emergido en los cuales se han propuesto diferentes estrategias de crecimiento de las especies vegetales. Estos modelos identifican algunos rasgos vegetales que tienen que ver con la eficiencia de crecimiento de las especies así como con las características generales de sus hábitats (Grime *et al.*, 1984; Lambers *et al.*, 1998, Cornelissen *et al.* etc). Por ejemplo, un alta área foliar específica está relacionada con plantas que presentan altas tasas de crecimiento y de fotosíntesis, de la misma forma, una alta longitud radical específica se relaciona con altas tasas de elongación de raíces, mayor capacidad de captura de nutrientes y agua lo cual se ha relacionado con mayores tasas de crecimiento relativo en plántulas (Lambers *et al.*, 1998). Estos índices que denotan la eficiencia de asignación de biomasa se relacionan en general con hábitats de mayor fertilidad y disponibilidad de agua (Grime *et al.*, 1984). El monitoreo y análisis de estas variables de crecimiento nos permiten entender características de comportamiento inherentes de las plantas así como sus respuestas a los cambios en los factores ambientales (Lambers *et al.*, 1998).

En el contexto de los experimentos dirigidos a entender los mecanismos que utilizan las especies invasoras para establecerse exitosamente, los estudios como el realizado por Arredondo *et al.* (1998) donde se examinaron los rasgos inherentes que determinan el crecimiento, permiten identificar que el alta área foliar específica y la alta longitud específica de raíz son dos rasgos que favorecen mejor el forrajeo (captura) de recursos y el mas rápido crecimiento de *Bromus tectorum* comparado con las especies nativas *Elymus* y *Pseudoroegneria*. De

forma general, los caracteres inherentes de las especies de gramíneas invasoras que se han identificado incluyen alta producción de semilla, altas tasas de germinación y buena proporción de establecimiento de plántulas (Esqueda *et al.*, 2005, Stinson *et al.*, 2006), tasas relativas de crecimiento superiores a las de las especies nativas, órganos de forrajeo más extensas (área foliar y longitud radical), mayor eficiencia en la producción de tejido foliar y radical (AFE y LRE) (Arredondo *et al.*, 1998, Arredondo y Johnson 1999). También sus características incluyen órganos que exhiben mayores tasas de retorno, lo cual puede rápidamente alterar su entorno (Evans *et al.*, 2001; Belnap y Phillips, 2002; Mack y D'Antonio, 2003a,b).

En el caso de este estudio, se examinaron componentes del crecimiento, así como el desempeño fisiológico y la tasa de adquisición de recursos de tres especies de gramíneas. Este estudio sin embargo, presenta una innovación con respecto a otros estudios similares. Esta diferencia se refiere a la comparación de una especie invasora de los pastizales semiáridos exitosa (*E. lehmanniana*), con una invasora no-exitosa (*M. repens*) en estas comunidades, además de la especie clave nativa (*B. gracilis*) del pastizal semiárido. La comparación de dos estrategias de establecimiento y crecimiento de dos especies africanas permitirá examinar generalidades de especies exóticas que han evolucionado bajo otras condiciones bióticas y físicas. Al mismo tiempo, la comparación de especies exóticas con diferente éxito de invasión en pastizales semiáridos de *B. gracilis*, permitirá profundizar en los síndromes de crecimiento que pueden ser cruciales en el éxito o no de estas especies.

De los antecedentes antes presentados surgen las preguntas; ¿Cuáles son las características de crecimiento y asignación de biomasa que permiten el éxito ó fracaso en la invasión de especies exóticas durante la fase de plántulas bajo condiciones de baja humedad? ¿Existen características fisiológicas involucradas en el éxito de establecimiento de plántulas de especies invasoras? ¿Los caracteres de crecimiento y asignación de biomasa permiten diferencias en la captura de recursos de manera más eficiente en las especies exóticas?

Con base en los antecedentes planteados, se espera que;

Ho1: la especie invasora exitosa (*E. lehmanniana*) exhibirá órganos de forrajeo más extensos y/o numerosos, así como una producción de tejido mas económica (alto AFE y LRE) comparada con la especie nativa y la invasora no-exitosa.

Ho2: la especie invasora exitosa mostrará tolerancia a la sequía similar a la de la especie nativa, así como tasas de extracción de recursos del suelo más eficientes.

Ho3: La especie invasora no-exitosa exhibirá características morfológicas, de crecimiento y fisiológicas similares a las de la especie nativa.

Los objetivos generales planteados para este trabajo son los siguientes:

1. Examinar rasgos funcionales que incluyen crecimiento, morfología, asignación de biomasa y fisiología de plántulas de una especie nativa (*B. gracilis*) con las de una especie exótica exitosa (*E. lehmanniana*) y una exótica poco exitosa (*M. repens*) en comunidades dominadas por *B. gracilis*.
2. Comparar la capacidad de especies nativa (*B. gracilis*) y exóticas (*E. lehmanniana* y *M. repens*) para la captura de amonio y nitrato del suelo.

3. Investigar el efecto de la sequía en el desarrollo de plántulas y la expresión de rasgos de crecimiento y fisiología.

Capítulo 1: Ensayos preliminares

Los presentes ensayos se realizaron para clarificar incertidumbres sobre varios aspectos de germinación en semillas de gramíneas nativas y exóticas sometidas a tratamientos de diferentes niveles de humedad de suelo. Los aspectos examinados incluyeron; 1) los porcentajes de germinación de especies nativas y exóticas con un tratamiento de lavado y de tipo de suelo, 2) los tiempos requeridos para estimular la germinación de las mismas especies, 3) determinar el tamaño inicial (tiempo cero) de las plántulas para aplicar los tratamientos de humedad, 4) la cantidad del agua requerida para mantener dos niveles contrastantes de humedad de suelo y, 5) la resistencia de las plántulas a cambios de humedad. Los ensayos de germinación y crecimiento inicial se llevaron a cabo en A) cámara de crecimiento y, B) condiciones de invernadero sin control ambiental.

1.1 MATERIALES Y MÉTODOS

A. Germinación en cámara de crecimiento

Los estudios se realizaron entre los meses de Julio a Noviembre del 2006, bajo condiciones de cámara de germinación. Las condiciones que se establecieron en esta fueron: humedad relativa del 60%, temperatura promedio de 25-27 °C y fotoperiodos de 12 horas luz / 12 horas oscuridad. Para los estudios se seleccionaron las gramíneas nativas de los pastizales semiáridos *Bouteloua gracilis* y *B. curtipendula*, así como las gramíneas exóticas *Melinis repens*, *Eragrostis superba*, *E. curvula*, *Panicum coloratum* y *Pennisetum ciliaris*, que son

todas a excepción de *P. ciliaris* originarias del continente europeo. La Tabla 1 presenta información sobre la introducción y biología de las especies.

Tabla 1. Principales características de origen, forma de vida, uso y fuente de información de las especies utilizadas en el ensayo preliminar. Las especies utilizadas fueron: *B. gracilis*, *B. curtipendula*, *M. repens*, *E. superba*, *E. curvula*, *P. coloratum* y *P. ciliaris*. Las especies utilizadas en los ensayos de invernadero fueron: *M. repens*, *E. lehmanniana* y *B. gracilis*.

Especie	Origen	Forma de vida	Usos	Fuente
<i>B. curtipendula</i>	América	Perenne	Pasto forrajero	COTECOCA
<i>B. gracilis</i>	América	Perenne	Excelente forraje	COTECOCA
<i>M. repens</i>	África	Perenne ó Anual	Forraje poco productivo, Ornamental	CONABIO
<i>E. superba</i>	África	Perenne	Producción de forraje	USDA
<i>E. curvula</i>	África	Perenne	Ornamental, forraje, retiene erosión	CONABIO
<i>E. lehmanniana</i>	África	Perenne	Restauración y rehabilitación de tierras de pastoreo	Plantas invasoras de Sonora
<i>P. coloratum</i>	África	Perenne	Forraje	USDA
<i>P. ciliaris</i>	Eurasia	Perenne	Controla la erosión y rehabilitación	CONABIO

La mayor parte del germoplasma para este ensayo fue obtenido de colectas de campo en la región de los Llanos de Ojuelos, Jal., durante los meses de Julio a Noviembre del 2006; además las semillas de *E. superba*, *E. curvula* y *P. coloratum*, fueron obtenidas de la colección de germoplasma del Campo Experimental Vaquerías del INIFAP, Ojuelos, Jalisco (ver Tabla 2).

Tabla 2. Lista de las especies nativas y exóticas utilizadas en los experimentos, las fechas u lugares de colecta de semilla y el número de plantas madre.

Especie	Fecha de colecta	Lugar de procedencia	Número de plantas madre
<i>B. gracilis</i>	Julio-Sep, 2006	Ojuelos, Jalisco	15-20 plantas
<i>B. curtispindula</i>	Agosto, 2005	Chihuahua, Chih.	No determinado
<i>Melinis repens</i>	Sep-Oct, 2006	San Luis Potosí, SLP	25-30 plantas
<i>E. superba</i>	Septiembre, 2006	Ojuelos, Jalisco	No determinado
<i>E. curvula</i>	Septiembre, 2006	Ojuelos, Jalisco	No determinado
<i>P. coloratum</i>	Septiembre, 2006	Ojuelos, Jalisco	No determinado
<i>P. ciliaris</i>	Sep-Oct, 2006	San Luis Potosí, SLP	15-20 plantas
<i>E. lehmanniana</i>	Noviembre, 2006	Ojuelos, Jalisco	15-20 plantas

Para examinar la germinación, las semillas fueron sometidas a tres tratamientos separados y consecutivos: i) sobre papel filtro en cajas Petri sin tratamiento (ej. escarificación) previo a las semillas, ii) sobre papel filtro en cajas Petri, con lavado de semillas con etanol-hipoclorito para esterilizar las semillas, iii) germinación de semillas sin tratamiento en cajas Petri usando como substrato suelo natural y suelo esterilizado, para observar si existían efectos del suelo en la germinación, ya que el estudio principal se realizó en este substrato. Para cada ensayo se utilizaron 100 semillas de cada especie, las cuales se distribuyeron en cinco lotes de 20 semillas cada uno. Estas semillas se regaron diariamente con agua destilada, para evitar cualquier contaminación ó adición de sales. Cada tercer día se anotó el número de nuevas plántulas ó en su defecto la mortalidad ó contaminación con hongos. La duración de los ensayos se definió en el punto cuando la germinación alcanzó su máxima tasa (entre 15 y 20 días).

Las semillas sin tratamiento previo, se colocaron sobre papel filtro estéril en cajas Petri, tal y como fueron colectadas del campo. Se incluyeron en este caso: *B. gracilis*, *B. curtipendula*, *M. repens*, *E. superba*, *E. curvula*, *P. coloratum* y *Pennisetum ciliaris*. Las semillas que recibieron lavado fueron sometidas a etanol al 95% durante un minuto y posteriormente enjuagadas con agua destilada dos veces. Después se colocaron en Hipoclorito de Sodio al 2.6% durante 7 minutos y, finalmente, se enjuagaron en agua destilada estéril tres veces (Barrow *et al.*, 2004). Una vez lavadas, las semillas fueron colocadas en cajas Petri, sobre papel filtro estéril. Para el tratamiento de tipo de suelo, las semillas fueron colocadas en suelo esterilizado y en suelo natural (cinco lotes de 20 semillas para cada clase de suelo). El suelo fue traído de un jardín común del área de pastizal natural del Campo Experimental Vaquerías, del INIFAP, Ojuelos, Jal. Fue tamizado (malla 5 mm) para remover piedras y raíces.

Se determinó la capacidad de campo del suelo de acuerdo al método gravimétrico. Para esterilizarlo, se colocaron muestras de suelo en charolas de aluminio de 25 X 30 cm, y se metieron a un horno modelo Binder 1550 durante 72 hrs a 105°C. El suelo natural no recibió ningún tratamiento. Posteriormente se colocaron 30 g de cada tipo de suelo sobre cajas Petri estériles, las cuales fueron regadas con 12 ml de agua destilada, para mantener una humedad a capacidad de campo (CC).

Determinación de diferentes niveles de humedad

Antes de definir los diferentes niveles de humedad para el tratamiento de sequía, se determinó la capacidad de campo del suelo de acuerdo al método gravimétrico.

Se tomaron tres muestras de 100 g de suelo seco (a 105°C por 48 h) y se pusieron en embudos cubiertos con papel filtro. Después las muestras fueron saturadas con agua y se les dejó drenar durante 6 horas aproximadamente hasta el punto de no goteo. Se tomó este contenido de agua en suelo como el punto de capacidad de campo del suelo. Para determinar el contenido de humedad se utilizó la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Humedad} = \frac{\text{Peso Suelo Húmedo} - \text{Peso Suelo Seco}}{\text{Peso Suelo Seco}} * 100$$

B. Germinación en invernadero

La fase de invernadero se realizó a finales de Septiembre del 2006 hasta Marzo de 2007. En esta fase, se probó: i) la germinación de las semillas en suelo esterilizado y en suelo natural, ii) la edad mínima de las plántulas para iniciar los ensayos finales (5 o 10 días después de la germinación), y iii) la resistencia de las plántulas a los tratamientos de sequía. Las pruebas se realizaron bajo condiciones de invernadero básico sin control de temperatura o humedad.

Para la prueba de germinación de semillas se colocaron 100 semillas de las especies exóticas en charolas de aluminio de 30 X 25, bajo dos condiciones de suelo (natural y esterilizado). Cada charola contenía 385 g de suelo y 155 ml de agua (CC). En este ensayo no se incluyeron las especies nativas por la carencia de semillas. Este ensayo solo se realizó en una charola por cada especie, lo cual no permitió realizar pruebas estadísticas de las observaciones. La humedad se ajustó mediante pesaje diario para mantener el suelo a CC.

Para definir el tamaño mínimo de las plántulas y la resistencia de las plántulas a la sequía se estableció un ensayo con 3, 4 y 3 semillas por maceta de *E. lehmanniana*, *M. repens* y *B. gracilis*, respectivamente, en suelo natural manteniéndolo a CC durante 5 y 10 días, después de haber iniciado su germinación. El número de semillas para alcanzar una germinación del 100% ó al menos tener una plántula por maceta se ajustó con base en los resultados obtenidos en la cámara de germinación. Las macetas consistieron en bolsas de plástico de 3 X 15 cm que se colocaron en charolas de unicel. Estas se llenaron con 85 g de suelo no-estéril y 17 ml de agua (CC). Este experimento también sirvió para examinar el porcentaje de germinación de las especies que se utilizaron en el experimento principal bajo condiciones de invernadero. Para determinar la resistencia a sequía de las plántulas, se definieron dos edades 5 y 10 días después de la germinación, a partir del cual se permitió que se evaporara el agua hasta alcanzar niveles del 50 y 80% de humedad. Se monitoreó la supervivencia de las plántulas durante 15 y 30 días. Los tratamientos de humedad se definieron con base en observaciones de condiciones de humedad de suelo en campo y al contenido de humedad del suelo a CC (ver Tabla 3).

Tabla 3. Contenido de humedad de suelo para los dos tratamientos de humedad.

Tratamiento	Contenido de Agua en el suelo
Capacidad de Campo	19.8%
Tratamiento 80%	15.84%
Tratamiento 50%	9.9%

El ensayo incluyó tres especies, dos tratamientos de edad de las plántulas, dos niveles de humedad y dos fechas de cosecha (Tabla 4).

Tabla 4. Diseño del experimento para examinar la resistencia de plántulas a diferentes tratamientos de sequía.

FACTORES		
Especies	3	<i>Bouteloua gracilis</i> , <i>Melinis repens</i> , <i>Eragrostis lehmanniana</i>
Edad mínima de la plántula	2	A los 5 y 10 días después de la germinación
Humedad	2	80% y 50%
Cosecha	2	15 días y 30 días después del inicio del tratamiento de sequía
Repeticiones	5	
Numero total de plantulas	120	

Los resultados obtenidos en este ensayo fueron cualitativos, debido a que los datos no pudieron ser normalizados por existir una amplia variación.

RESULTADOS

A. Ensayos de germinación en cámara de crecimiento

Sin tratamiento previo

Se observaron diferencias significativas entre las especies en el porcentaje de germinación (Fig. 1, $P < 0.0001$, Anexo Tabla 1). *Eragrostis superba*, mostró los porcentajes de germinación más altos entre las especies examinadas. No se observaron diferencias en la germinación entre especies nativas (*B. gracilis* y *B. curtipendula*) y especies exóticas (*E. curvula* y *P. coloratum*), sin embargo, estas últimas obtuvieron mayor germinación que *M. repens* y *Pennisetum ciliaris*.

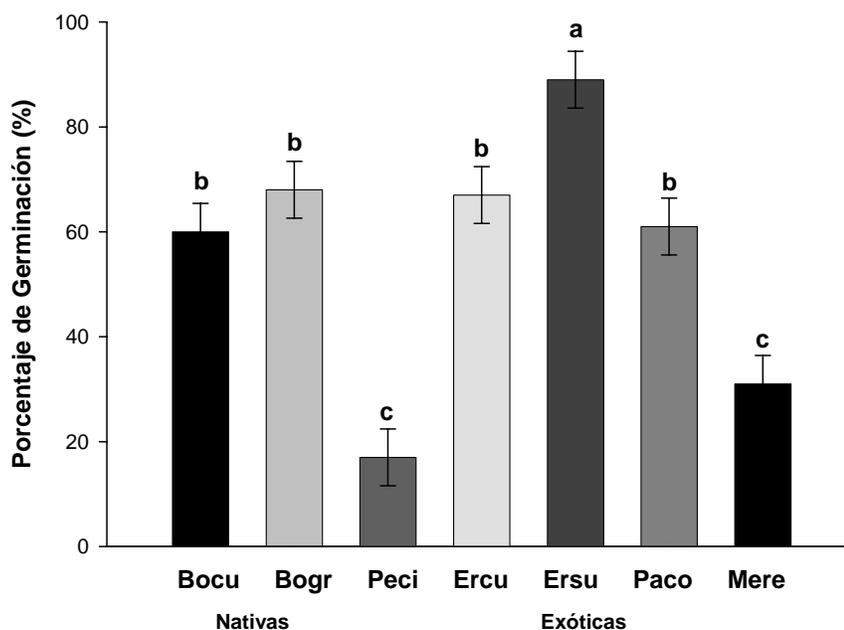


Figura 1. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las especies nativas: Bocu = *Bouteloua curtipendula* y Bogr = *B. gracilis*; especies exóticas: Peci = *Pennisetum ciliaris*, Ercu = *Eragrostis curvula*, Ersu = *E. superba*, Paco = *Panicum coloratum* y Mere = *Melinis repens*. $P < 0.0001$.

Tratamiento de Lavado

Se detectaron decrementos significativos en el porcentaje de germinación de las especies debido al tratamiento de lavado (Fig. 2, factor principal especie; $P < 0.0001$ Anexo Tabla 2). Para las especies *B. gracilis*, *E. superba*, *E. curvula* y *B. curtipendula*, se observó una disminución en la germinación del 30%, 51%, 24% y 38% respectivamente, para las semillas que recibieron lavado con etanol. *P. ciliaris* y *M. repens* no mostraron ninguna semilla germinada después del tratamiento de lavado. Sin embargo la interacción especie*lavado no fue significativa ($P = 0.1194$).

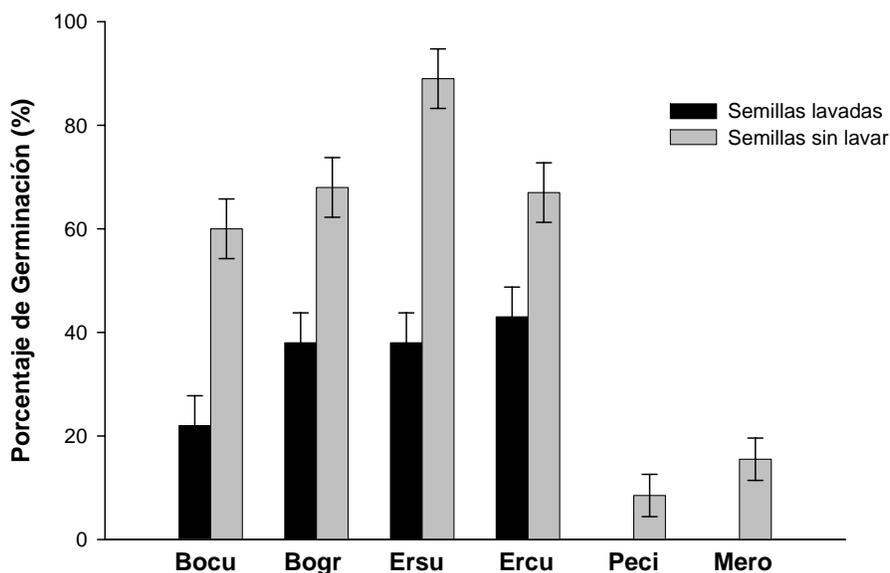


Figura 2. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las semillas con u sin tratamiento de lavado. Especies nativas: **Bocu** = *Bouteloua curtipendula* y **Bogr** = *B. gracilis*; especies exóticas: **Peci** = *Pennisetum ciliaris*; **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba* y **Mero** = *Melinis repens*. Interacción especie*lavado $P=0.1194$.

Tratamiento al suelo

En general se detectaron mayores porcentajes de germinación en el suelo esterilizado comparado con el suelo natural (factor principal suelo $P=0.0128$; Fig. 3 Anexo Tabla 3). Aunque no existieron diferencias claras cuando se examinaron individualmente las especies ($P=0.9208$).

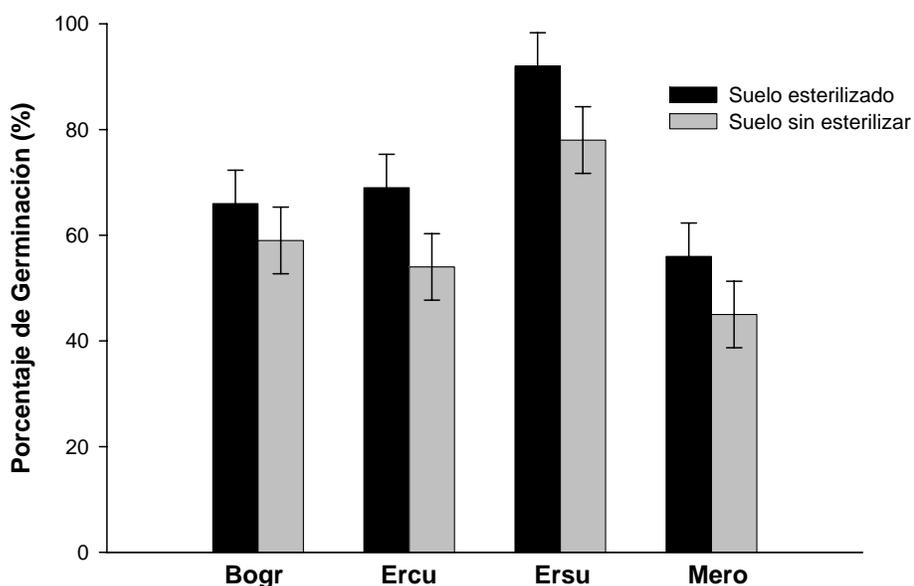


Figura 3. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las semillas sembradas en dos tipos de suelo en la cámara de crecimiento. Especies nativas: **Bogr** = *B. gracilis*; especies exóticas: **Ercu** = *Eragrostis curvula*; **Ersu** = *E. superba* y **Mero** = *Melinis repens*. Interacción especie*tipo de suelo $P=0.9208$.

B. Ensayos de germinación en invernadero

Germinación

En los estudios de invernadero observamos que el mayor porcentaje de germinación de las especies exóticas (Fig. 4) se registró con *E. superba*. Debido a la falta de repeticiones, este ensayo no se analizó estadísticamente. Se puede comentar que el porcentaje de germinación en condiciones de invernadero fue

menor al observado bajo condiciones de cámara de crecimiento (Fig. 3 vs. Fig. 4) bajo condiciones controladas de humedad, temperatura y luz. En este caso, el porcentaje de germinación fue también mayor en el suelo esterilizado para todas las especies, con excepción de *P. ciliaris*.

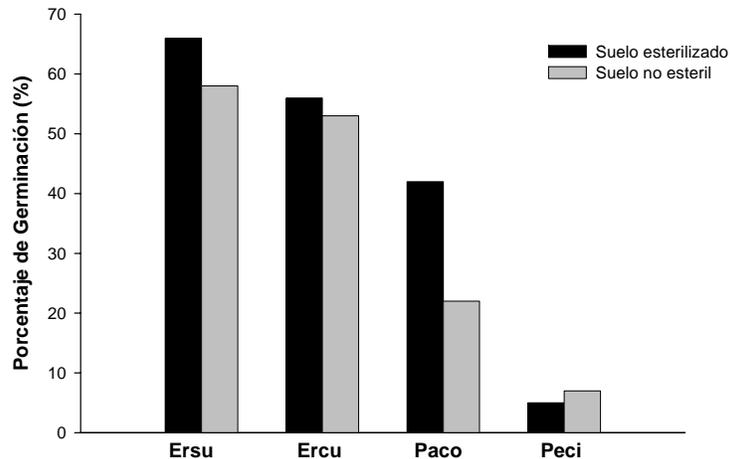


Figura 4. Promedios del porcentaje de germinación en 100 semillas sembradas en dos tipos de suelo. Especies: Peci = *Pennisetum ciliaris*; Ercu = *Eragrostis curvula*; Ersu = *E. superba* y Paco = *Panicum coloratum*.

Determinación del tamaño mínimo de las plántulas y de la resistencia a sequía

Bajo condiciones de invernadero el porcentaje de germinación de las especies consideradas para el ensayo principal fue bajo. El menor porcentaje de germinación se observó en *M. repens* (Fig. 5. Anexo Tabla 4), mientras que el porcentaje mas alto se observó en *E. lehmanniana* y *B. gracilis* sin mostrar diferencias significativas entre ellas ($P=0.7845$).

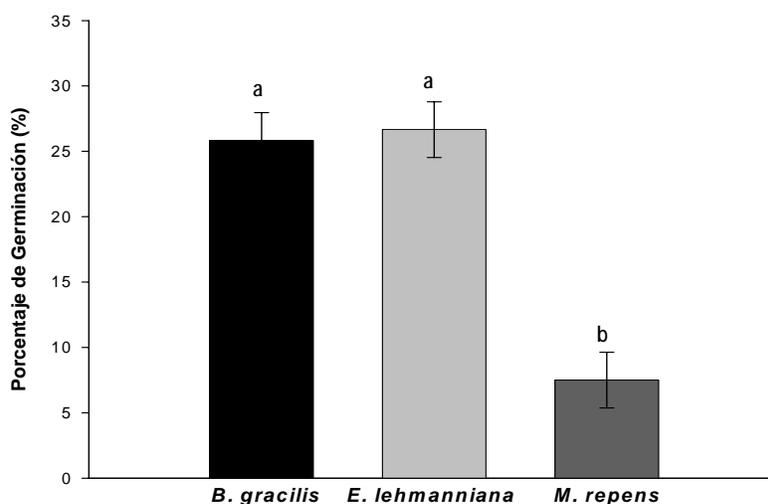


Figura 5. Promedios (\pm error estándar) de los porcentajes de germinación de las especies utilizadas en el ensayo principal. **Especie Nativa:** *B. gracilis*; **Especies Exóticas:** *E. lehmanniana* y *M. repens*. $P < 0.0001$.

En cuanto al tiempo requerido para estimular la germinación podemos observar en la Fig. 6, que el mayor número de semillas germinadas de *B. gracilis* se da a los 2 días de riego a CC. *E. lehmanniana*, presenta su mayor número de semillas germinadas después de 10 días de riego a CC, y *M. repens* presenta una germinación más ó menos constante a CC.

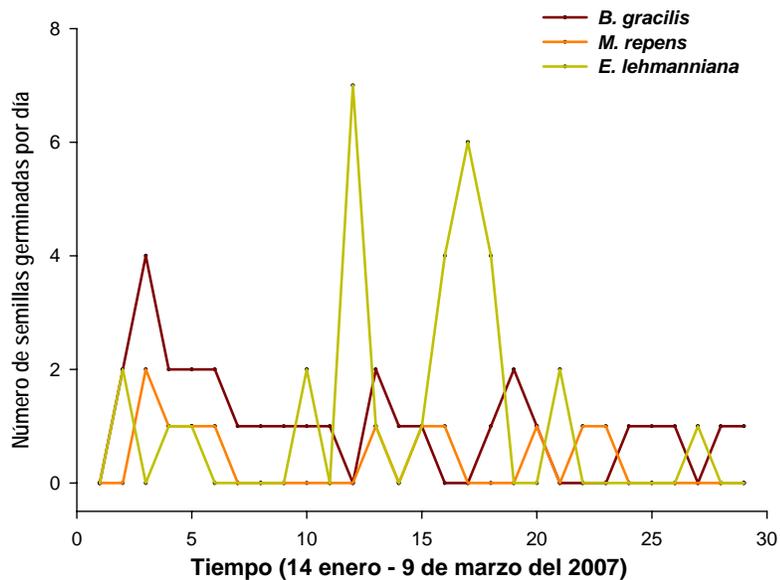


Figura 6. Número de semillas germinadas por día para las especies *B. gracilis*, *M. repens* y *E. lehmanniana*, en condiciones de invernadero a capacidad de campo.

La Tabla 5 presenta el número de semillas que germinaron y sobrevivieron los periodos de 5 y 10 días bajo condiciones de CC. El ensayo mostró que el número de semillas sembradas por maceta no fue suficiente para al menos obtener una plántula, en especial para *M. repens*. El cambio de la condición de humedad en suelo, para dar inicio a los tratamientos de sequía reportó un porcentaje bajo de mortalidad de plántulas. En total, murieron 7 plántulas de las cuales todas estuvieron sujetas al tratamiento de sequía (50%) y la mayoría pertenecía al grupo de 5 días de crecimiento.

Tabla 5. Tabla comparativa donde se muestra el total de semillas sembradas, el número de semillas que germinaron, la mortalidad ocasionada por el cambio de humedad y el promedio de semillas germinadas por maceta para cada tratamiento. (BOGR= *B. gracilis*, ERLE= *E. lehmanniana*, MERE= *M. repens*; DC= días de crecimiento inicial a capacidad de campo; HUM=tipos de humedad; COS= Días para la cosecha; TSS= Total de semillas sembradas; SGA= Semillas que germinaron y completaron periodo de aclimatación; PMH= Plántulas muertas al cambio de humedad y PSGM= Promedio de semillas germinadas por maceta).

TRATAMIENTO				TSS	SST	PMH	PSGM
Especie	DC	HUM	COS				
BOGR	5	80%	15	15	4	0	0.8
BOGR	10	80%	15	15	4	0	0.8
BOGR	5	80%	15	15	3	0	0.6
BOGR	10	80%	15	15	5	0	1
BOGR	5	50%	30	15	3	0	0.6
BOGR	10	50%	30	15	2	0	0.4
BOGR	5	50%	30	15	5	1	1
BOGR	10	50%	30	15	5	1	1
ERLE	5	80%	15	15	3	0	0.6
ERLE	10	80%	15	15	3	0	0.6
ERLE	5	80%	15	15	4	1	0.8
ERLE	10	80%	15	15	5	0	1
ERLE	5	50%	30	15	4	0	0.8
ERLE	10	50%	30	15	5	0	1
ERLE	5	50%	30	15	3	0	0.6
ERLE	10	50%	30	15	5	0	1
MERE	5	80%	15	20	1	0	0.2
MERE	10	80%	15	20	1	0	0.2
MERE	5	80%	15	20	1	1	0.2
MERE	10	80%	15	20	2	1	0.4
MERE	5	50%	30	20	1	1	0.2
MERE	10	50%	30	20	3	1	0.6
MERE	5	50%	30	20	1	0	0.2
MERE	10	50%	30	20	2	0	0.4

1.3 SÍNTESIS Y CONCLUSIÓN DEL ESTUDIO PRELIMINAR

Las especies exóticas y nativas tuvieron porcentajes similares de germinación en la cámara de crecimiento, con excepción de *P. ciliaris* y *M. repens*, las cuales mostraron en general los porcentajes más bajos. Estos porcentajes de germinación, se vieron afectados de manera negativa por el tratamiento de lavado, el cual aunque se aplica para reducir la presencia de hongos, también disminuyó el porcentaje de germinación, por lo cual se consideró eliminar este pre-tratamiento de lavado a las semillas en el experimento final.

Se observó que el suelo que recibió el tratamiento de esterilización afectó en menor porcentaje la germinación, por lo cual se consideró el tratamiento de suelo mas apropiado para el estudio.

Considerando las características de germinación y un número mínimo de 1 plántula por maceta, el número de semillas a sembrar para *B. gracilis* y *E. lehmanniana* fue de 4 y en el caso de *M. repens* de 10.

Los ensayos también mostraron que las semillas pueden iniciarse bajo condiciones de capacidad de campo y posteriormente aplicarles un tiempo de aclimatación de 10 días, para posteriormente dar inicio a los tratamientos de humedad. Las semillas serán sembradas al mismo tiempo, debido a que inician su germinación en los primeros días de riego.

Finalmente, los ensayos realizados tuvieron por objetivo examinar condiciones de germinación y crecimiento óptimas para la ejecución del experimento objeto de la presente tesis. Por estas causas no se abordaron ni discutieron los mecanismos que explican las respuestas antes presentadas.

Capítulo 2: Evaluación de la resistencia a sequía en plántulas de gramíneas nativas y exóticas

2.1 MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño Experimental

Para este estudio se realizó un experimento en el invernadero de la División de Ciencias Ambientales del IPICYT, en el mes de Abril del 2007. Se establecieron semillas de las especies *B. gracilis* (nativa), *M. repens* (exótica) y *E. lehmanniana* (exótica). El establecimiento de las plántulas se realizó en vasos de unicel de 1 litro, los cuales contenían 750 g de suelo natural. El suelo fue colectado en la región de pastizales semiáridos de los Llanos de Ojuelos, Jal., (Campo Experimental Vaquerías, INIFAP), el cual posteriormente fue tamizado en malla de 5 mm. Con base en la información de los ensayos de germinación descritos en el capítulo 2, en cada maceta se pusieron a germinar 4, 10 y 4 semillas de *B. gracilis*, *M. repens* y *E. lehmanniana*, respectivamente.

Las macetas se mantuvieron a capacidad de campo (CC); lo cual correspondió a 155 ml de agua, desde el momento de la siembra hasta los 10 días de germinación de la plántula. La CC se controló mediante pesaje diario. A partir de los 10 días de establecimiento del estudio, la mitad de las plántulas recibió un tratamiento del 80% y la otra mitad del 50% de la CC durante 15 y 30 días (Tabla 6).

Cada maceta se regó y se revisó diariamente, anotándose sistemáticamente; la fecha de germinación para cada plántula, la fecha del inicio del tratamiento de

humedad (50 y 80%) y la fecha de cosecha (después de 15 y 30 días). El experimento inició el 15 de Abril de 2007 y finalizó el 16 de Junio de 2007.

Tabla 6. Diseño Experimental.

FACTORES		
Especies	3	<i>Bouteloua gracilis</i> , <i>Melinis repens</i> , <i>Eragrostis lehmanniana</i>
Humedad	2	80% y 50%
Cosechas	2	15 y 30 días después del periodo de aclimatación.
Repeticiones	8	
Total	96	

Este ensayo se realizó por duplicado con el objetivo de tener suficientes plantas de la misma edad y bajo las mismas condiciones ambientales, lo cual permitiera medir tanto las variables de respuesta de crecimiento y asignación de biomasa, como el potencial hídrico de la planta. Adicionalmente, en este grupo se determinó el contenido de amonio y nitrato en suelo de las macetas a los 15 y 30 días para ver el efecto de las plantas en la absorción del nitrógeno inorgánico.

Para el estudio se probaron una especie nativa (*B. gracilis*) y dos especies exóticas (*E. lehmanniana* y *M. repens*). *Bouteloua gracilis* (Willd. Ex Kunth) Lag. Ex Steud, es una gramínea perenne, amacollada, que se distribuye de forma natural desde el sur de Canadá hasta el suroeste de México (Herrera *et al.*, 2004). Presenta la mayor cobertura en el área de pastizales del Desierto Chihuahuense y es la especie clave del pastizal semiárido (Rzedowsky, 1978). *Eragrostis lehmanniana* Ness (zacate africano) es una gramínea perenne, amacollada, originaria de Sudáfrica y actualmente distribuida desde el sur de EUA al Norte de México. Es una especie bastante resistente a sequía y que se propaga

abundantemente por semilla. Fue introducida en la década de 1940 para utilizarse en el control de la erosión y como forraje en época seca, hasta que se constató que desplaza con facilidad a las especies nativas y se considera una invasora exitosa del pastizal semiárido de *B. gracilis* (COTECOCA, 1991; Williams y Baruch, 2000). *Melinis repens* (Willd.) Zizka (zacate rosado), es otra gramínea perenne de vida corta ó anual originaria de Sudáfrica. Es un pasto amacollado que se propaga por semilla y es tolerante a fuego y sequía. Usualmente se localiza a lo largo de las carreteras, sin embargo invade fácilmente vegetación en terrenos pedregosos (Williams y Baruch, 2000; CONABIO, 2005; Possley, 2006) y así ha invadido con facilidad los pastizales con suelos someros de *B. curtipendula* aunque hasta ahora no ha invadido los pastizales medianos abiertos dominados por *B. gracilis* por lo que aún no es considerada una especie invasora exitosa.

Tratamientos de humedad

El experimento consistió en la aplicación de dos niveles de humedad (80% y 50% de CC) en plántulas de las tres especies antes mencionadas y su respuesta en dos fechas de su desarrollo como plántula (15 y 30 días). Las plántulas tuvieron inicialmente un periodo de crecimiento de 10 días (tiempo cero) con riego diario a CC a partir de su germinación. El tiempo cero permitió iniciar el experimento bajo condiciones iniciales homogéneas, para cada una de las especies. Posteriormente se interrumpió el riego hasta que la maceta alcanzó el nivel de humedad del tratamiento (50 o 80% de la CC) el cual se logró en 2 ó 3 días. A partir de esta fecha se contaron los 15 y 30 días para la cosecha respectiva. Las macetas se

cubrieron con perlita mineral para reducir pérdidas por evaporación de la superficie del suelo.

Variables de respuesta

En los días 0, 15 y 30 se colectaron plántulas para examinar aspectos de crecimiento, morfología, asignación de biomasa y fisiología. Como indicadores de crecimiento se consideró la biomasa (aérea, raíces, total), el área foliar y la longitud radical total. Para las cosechas, las plántulas se extrajeron del suelo y las raíces fueron lavadas cuidadosamente con agua. Posteriormente, las plántulas se disectaron separando la parte aérea de la subterránea y fueron almacenadas en condiciones de frío en bolsas ziplock manteniendo la humedad interna de la bolsa a saturación. Se midió el peso fresco de hojas, tallos y raíces para posteriormente pasarlas a secado de estufa (Modelo Binder 1550) a 70 °C durante 48 horas para obtener su peso seco (biomasa en mg). Las muestras fueron pesadas en una balanza analítica (Sartorius BP211D) (Cornelissen, *et al.*, 2003).

Al momento de la disección se determinó el área foliar de las láminas foliares utilizando un integrador de área foliar (Modelo LI-3000, LICOR Inc.). Además, las raíces aún frescas se dispersaron en una placa de acrílico para escanearse (Escáner Modelo HP Scanjet 3500c). Las imágenes obtenidas fueron depuradas con el programa ImageJ (v.1.38), para después utilizar el programa Win Rhizo v.1, 8c, 2002, con el cual se determinó la longitud total (m) de cada plántula.

Para examinar la morfología de las plántulas se cuantificaron el número de vástagos y el número de hojas mediante el conteo de cada una de las plántulas. La asignación de biomasa se estimó mediante varios índices incluyendo: el área

foliar específica (área foliar / peso seco foliar), longitud radical específica (longitud total de raíces / peso seco de raíces), proporción raíz/tallo, contenido de materia seca de hojas y raíces (peso seco/peso fresco ó volumen). Finalmente, para medir el potencial hídrico de la planta, este se midió antes de la cosecha utilizando cámaras psicrométricas (Wescor C-52 Sample Chamber), adaptadas a un microvoltímetro (HR33T, Wescor Inc.). Para esto se utilizó el método del punto de rocío y se realizaron determinaciones antes del amanecer (6:00 AM) y al medio día (12:00 PM).

Contenido de amonio y nitrato en el suelo

El mismo día de la cosecha, se tomaron muestras de suelo para la determinación de la concentración de amonio y nitrato del suelo de la maceta. Se obtuvo una muestra del suelo de cada maceta, la cual previa mezcla, se depositó en frascos que contenían 50 ml de una solución 2 M de KCl. Las muestras, que se encontraban en refrigeración hasta su preparación, fueron sometidas a agitación durante una hora para después obtener un filtrado, con un filtro previamente lavado en KCL 2 M acidificado en HCl. Los extractos se mantuvieron congelados hasta que fueron cuantificados. Para el Amonio se empleó el método de Azul de Indofenol modificado por Keeney y Nelson (1982). Para la curva de calibración se utilizó como estándar el Sulfato de Amonio. Los valores probados para la curva fueron de uno a diez microgramos por litro. La curva fue ajustada linealmente teniendo una $R^2 = 0.9991$. La ecuación utilizada fue la siguiente:

$$y = 0.0684x + 0.0166$$

donde y , es el valor de la absorbancia y x la concentración de amonio de la muestra. La cuantificación de nitratos en suelo fue realizada de acuerdo a la técnica adaptada por Miranda *et al.* (2001). De la misma manera se corrió una curva de calibración a partir de Nitrito de Sodio a concentraciones de 0.5 a 20 ppm. Fue ajustada linealmente teniendo un valor de $R^2 = 0.9923$, y la ecuación utilizada para ajustar los valores fue:

$$y = 0.0711x - 0.0163$$

dónde, de la misma forma y , es el valor de la absorbancia y x la concentración de nitratos de la muestra.

Análisis estadístico

Se implementó un análisis de varianza multifactorial que incluyó 3 niveles de especie (*B. gracilis*, *E. lehmanniana*, *M. repens*), dos niveles de humedad (50 y 80% de CC) y dos estados de desarrollo (15 y 30 días) como factores fijos. Para cada combinación de los tratamientos se utilizaron ocho repeticiones. Se utilizó la prueba de Tukey para hacer comparaciones múltiples entre medias de tratamientos. Previo al análisis de varianza se corrieron pruebas para examinar la normalidad de los datos. La prueba de Shapiro-Wilk fue utilizada para probar la normalidad. Las variables de respuesta que no cumplieron con la distribución normal de las observaciones, se transformaron utilizando logaritmo de base 10, lo cual ocurrió en el caso de biomasa total, densidad radical, densidad foliar, longitud radical específica, número de tallos, número de hojas y potencial hídrico. En el caso del contenido de nitratos se manejó la raíz cuadrada y para el caso de área foliar, contenido de amonio y longitud radical total, se empleó el logaritmo natural.

2.2 RESULTADOS

a. Variables de Crecimiento

Biomasa

La biomasa total, tanto la parte aérea como la radical fueron significativamente mayores en *E. lehmanniana* comparado con *B. gracilis* y *M. repens* (total $P < 0.0001$, aérea $P < 0.0001$ y raíces $P = 0.0001$. Anexo Tablas 5, 6 y 7). Por su parte, *B. gracilis* únicamente mostró mayor biomasa que *M. repens* en la fracción aérea (21.7 vs 11.01mg, $P=0.0008$). Igualmente, se observó en general mayor acumulación de biomasa en todas las especies en el nivel de 80% de humedad y en la última cosecha (Fig. 7, interacción humedad*tiempo total $P = 0.0009$, aérea $P = 0.0020$ y raíces $P < 0.0001$).

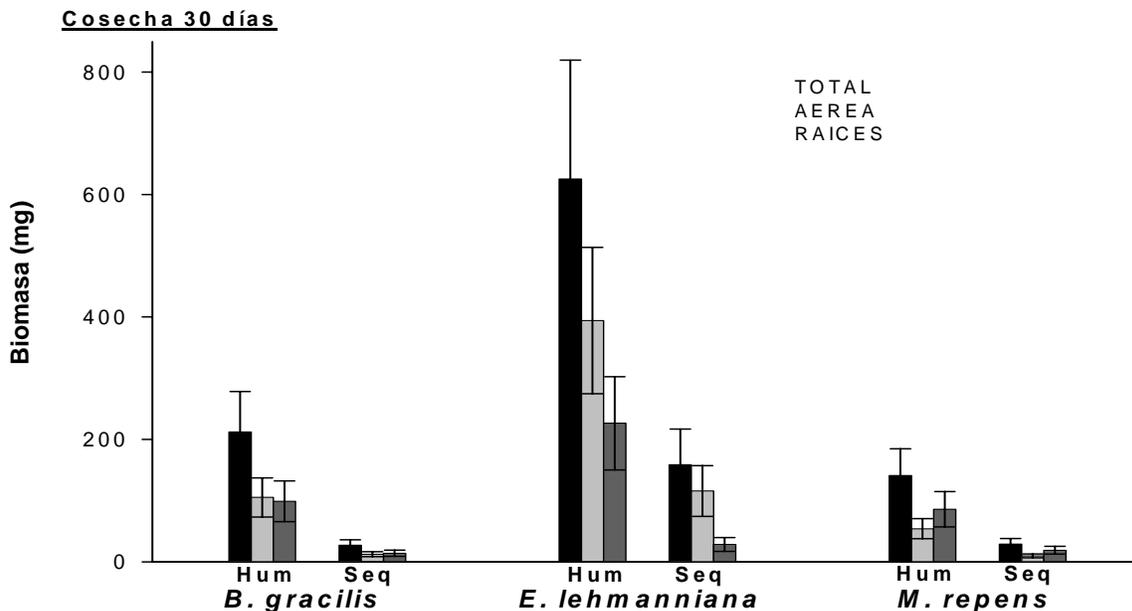


Figura 7. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la biomasa total, aérea y de raíces (interacción especie*humedad*cosecha (total, $P=0.4836$; aérea, $P=0.5118$; raíces, $P=0.8487$) Solo se grafican los datos de la última cosecha (30 días).

Área Foliar

E. lehmanniana mostró valores de área foliar significativamente mayores (factor principal de especie $P < 0.0001$. Anexo Tabla 8) en comparación con *B. gracilis* y *M. repens*. También se observó mayor acumulación de área foliar a los 30 días (Fig. 8, $P = 0.0360$), así como en el tratamiento de 80% de humedad ($P < 0.0001$).

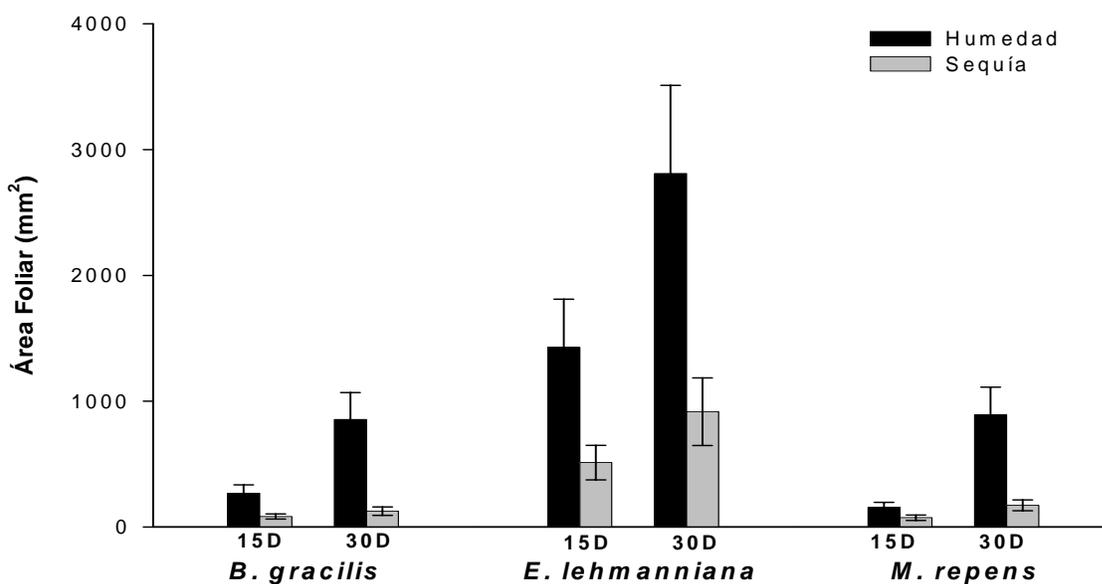


Figura 8. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del área foliar de las tres especies, a dos niveles de humedad en dos cosechas (interacción especie * humedad * tiempo; $P=0.4527$).

Longitud Radical Total

Con respecto a la longitud radical total se observaron diferencias significativas en los factores principales especie, humedad y tiempo ($P < 0.0001$. Anexo Tabla 9). Así, se observaron 2.7 m de raíz en *E. lehmanniana* comparado a 1.0 m en *B. gracilis* y 1.4 m en *M. repens*, los cuales fueron similares entre ellos ($P = 0.1470$). Bajo el tratamiento de humedad del 80% la longitud radical era mayor en la

segunda cosecha que en la primera cosecha, cuando no se observó diferencias en la longitud de raíces entre los tratamientos de humedad (Fig. 9, interacción humedad*tiempo, $P=0.0028$).

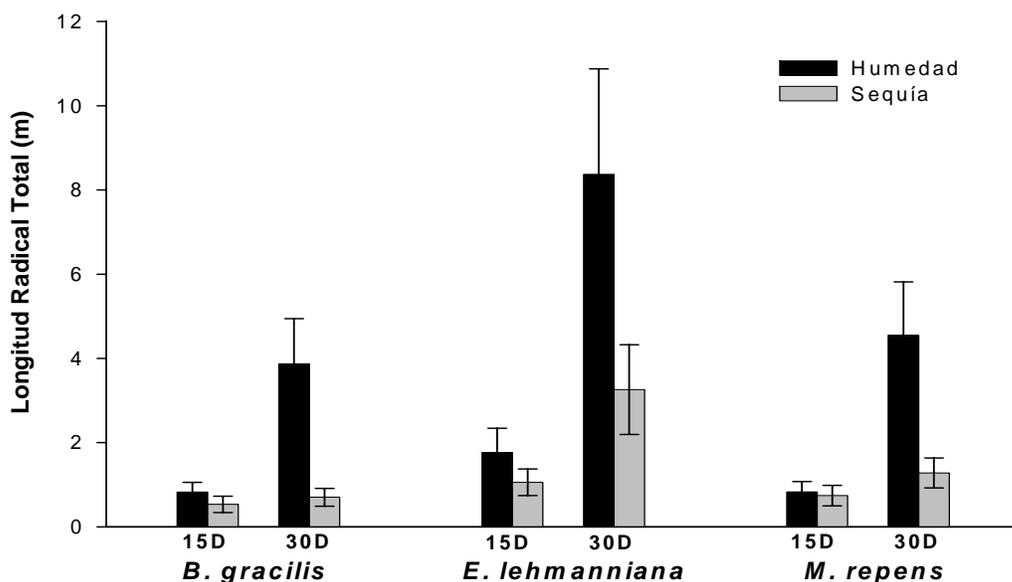


Figura 9. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la longitud radical total para tres especies, dos fechas de cosecha y dos tratamientos de humedad (interacción especie*humedad*tiempo $P=0.4944$).

b. Variables Morfológicas

Número de hojas y tallos

En promedio, *E. lehmanniana* produjo mayor número de hojas que *B. gracilis* y *M. repens* (Fig. 10, 14.82, 8.16 y 5.25 hojas respectivamente, $P = 0.0448$. Anexo Tabla 10). Sin embargo, *B. gracilis* en el tratamiento de humedad del 80% triplicó su producción de hojas comparado con las especies introducidas, que solo lo duplicaron cuando se sometieron a las mismas condiciones de humedad.

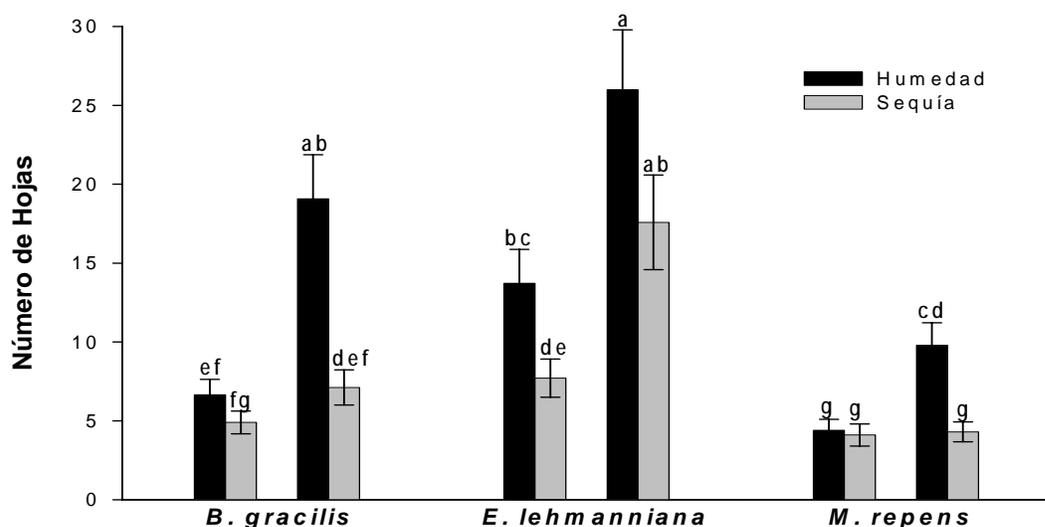


Figura 10. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del número de hoja para las tres especies, bajo dos tratamientos de sequía para dos fechas de cosecha (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0448$). Literales diferentes indican diferencias significativas entre columnas.

El número de tallos presentó diferencias significativas para los factores principales, siendo mayor en *E. lehmanniana*, seguido de *B. gracilis* y *M. repens* (Fig. 11, $P < 0.0001$, 6.4, 3.4 y 1.8, tallos. Anexo Tabla 11). También se observó mayor número de tallos en todas las especies bajo condiciones de humedad del 80% ($P < 0.0001$). El número de tallos aumentó en la segunda cosecha ($P < 0.0001$).

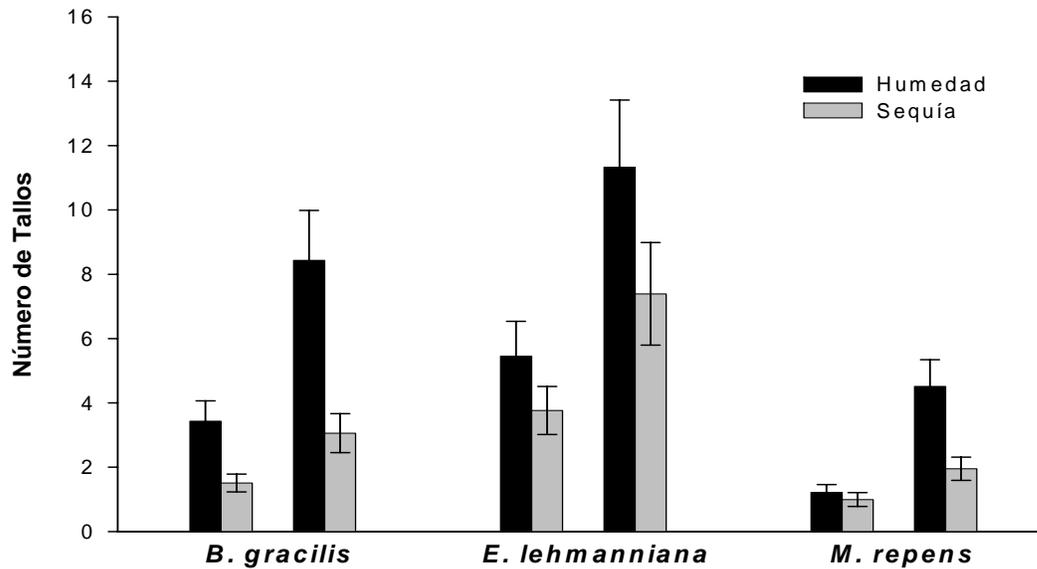


Figura 11. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del número de tallos para las tres especies, las dos tratamientos de sequía para las dos fechas de cosecha (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.4906$).

c. Variables de asignación de biomasa

Área Foliar Específica

Se detectaron diferencias significativas en el área foliar específica (AFE) para cada factor principal (especie, $P=0.0001$, humedad, $P=0.0002$ y tiempo, $P < 0.0001$), con la mayor producción de área foliar por unidad de materia seca en *M. repens*, seguida por *E. lehmanniana* y *B. gracilis*. El AFE fue significativamente mayor en plántulas con el tratamiento de 50%, sin embargo estas diferencias se observaron solamente en la cosecha de los 15 días (Fig. 12, humedad*tiempo $P = 0.0011$. Anexo Tabla 12).

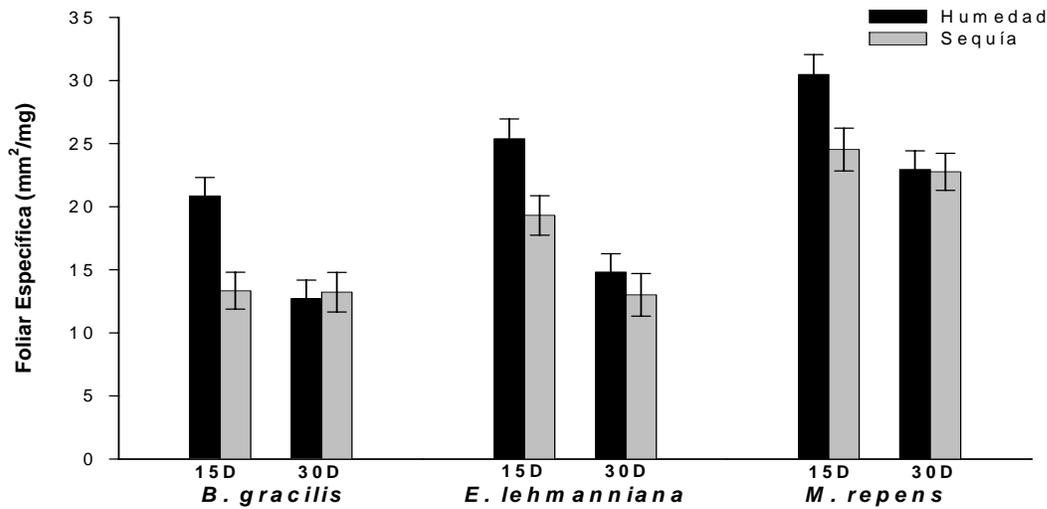


Figura 12. Promedios (\pm error estándar) del área foliar específica para las tres especies, dos tratamientos de sequía y dos fechas de cosechas (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.6848$).

Longitud Radical Específica (LRE)

En lo que respecta a la asignación de biomasa de raíces se observaron patrones de respuesta contrastantes y significativos de LRE entre especies*tratamientos y sequía*tiempo (Fig. 13, $P=0.0338$ Anexo Tabla 13). Después de 15 días, la LRE no difirió entre tratamientos de humedad para cada especie, pero bajo el tratamiento de sequía la LRE de *M. repens* y *B. gracilis* era mayor que la observada en *E. lehmanniana*. Después 30 días, la LRE de *E. lehmanniana* bajo sequía era casi el triple a la observada en el tratamiento de humedad. En *B. gracilis*, el LRE no cambia en el tratamiento de humedad durante las dos fechas, mientras que en *M. repens*, se redujo el LRE a los 30 días bajo condiciones de sequía en comparación a la cosecha de los 15 días.

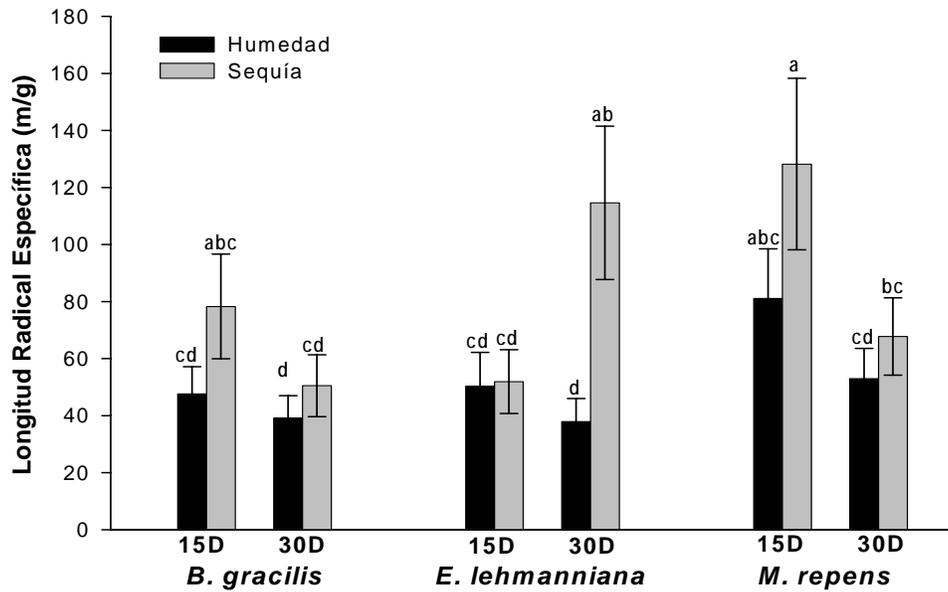


Figura 13. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) de la longitud radical específica para las tres especies, los dos tratamientos de sequía, y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0338$). Literales diferentes indican diferencias significativas entre columnas.

Proporción Raíz/Tallo

En cuanto a la proporción raíz/tallo se mostraron diferencias significativas entre las especies ($P=0.0018$ Anexo, Tabla 14). *B. gracilis* y *M. repens* mostraron la mayor asignación de biomasa a la raíz. Por lo general, la proporción fue más alta en los tratamientos de sequía, con excepción de *E. lehmanniana* en la cosecha de los 30 días.

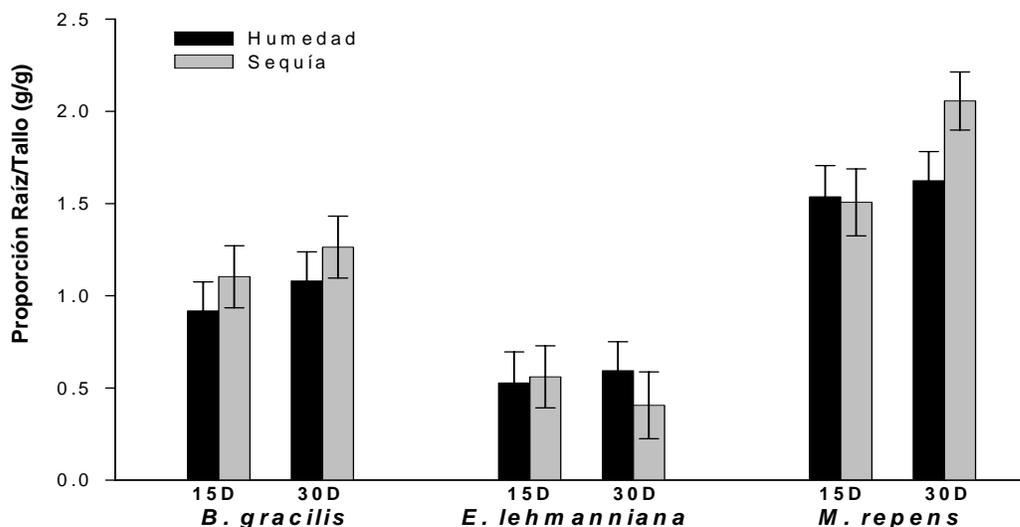


Figura 14. Promedios (\pm error estándar) de la proporción raíz/tallo para las tres especies, los dos tratamientos de sequía y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha; $P=0.3414$).

Densidad de Tejido Foliar

La densidad de tejido foliar mostró diferencias significativas entre los factores principales: la especie ($P < 0.0001$), la humedad ($P=0.0038$) y el tiempo ($P < 0.0001$). De esta manera, *B. gracilis* mostró la mayor densidad en tejido seguida de *E. lehmanniana* y *M. repens* ($P < 0.0001$). No se observaron diferencias en la interacción especie*humedad*tiempo (Fig.15, $P=0.7827$. Anexo Tabla 15), aunque en la mayoría de los casos la densidad fue mayor en la condición de sequía. La interacción humedad*tiempo fue significativa ($P=0.0067$), presentándose la mayor densidad en la cosecha de 30 días.

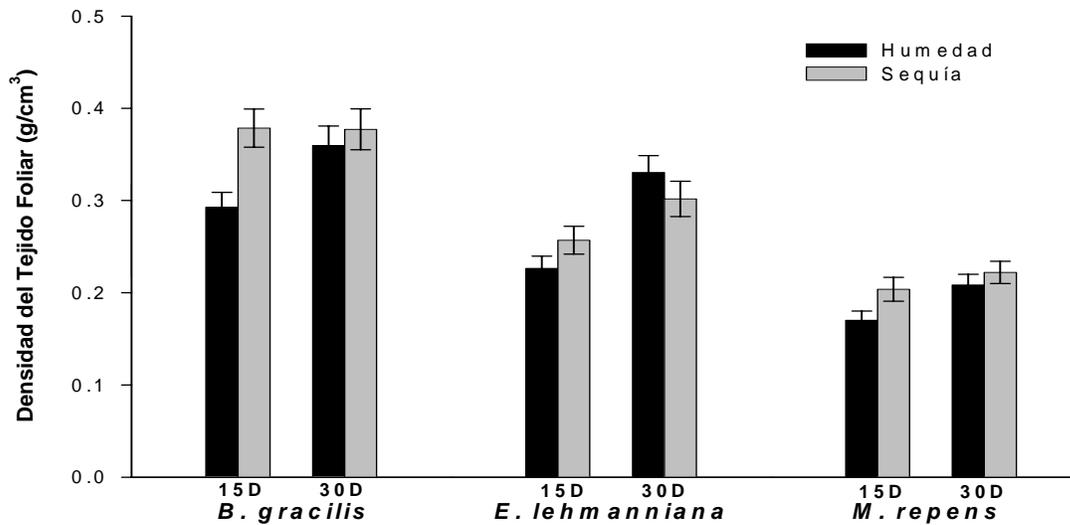


Figura 15. Promedios (\pm error estándar) de la densidad del tejido foliar para las tres especies, dos tratamientos de sequía, y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.7827$).

Densidad de Tejido Radical

Se presentó una diferencia significativa en la densidad de tejido radical entre especies ($P= 0.0018$. Anexo Tabla 16), con la mayor densidad observada en *M. repens* y *B. gracilis*. Además se detectaron diferencias significativas en la densidad del tejido radical para las diferentes combinaciones (Fig. 16, especie*humedad*tiempo, $P = 0.0140$), mostrándose una mayor densidad en los tratamientos de sequía para todas las especies con excepción de *E. lehmanniana* a los 30 días.

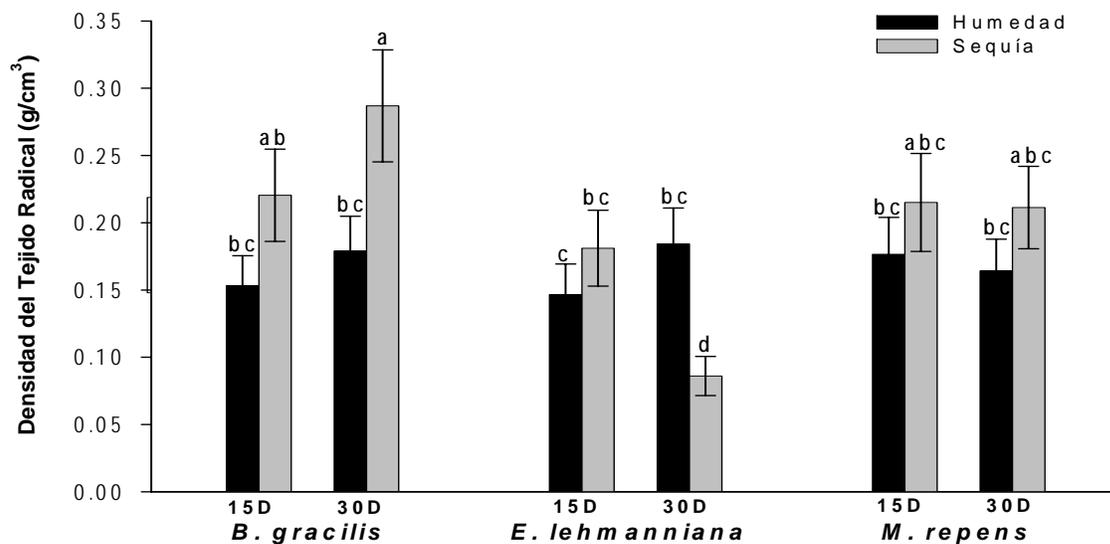


Figura 16. Promedios (\pm error estándar) de la densidad del tejido radical para las tres especies, dos tratamientos de humedad y dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.0140$). Las letras muestran comparaciones entre tratamientos ($P=0.0140$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre columnas.

d. Variables Fisiológicas

Potencial Hídrico de la hoja

El potencial hídrico mostró diferencias significativas entre las especies ($P=0.0457$) y la humedad ($P=0.0027$). *B. gracilis* y *M. repens* mostraron el potencial más negativo que *E. lehmanniana*. La interacción especie*humedad*tiempo*hora fue significativa (Fig. 17, $P=0.0226$). En términos generales, las especies *B. gracilis* y *M. repens* fueron las que obtuvieron el potencial hídrico más negativo sin mostrar diferencias significativas ($P=0.2509$). El potencial hídrico más negativo se presentó en la medición del medio día.

Potencial Hídrico
Interacción Especie*Humedad*Cosecha*Hora $P = 0.0226$

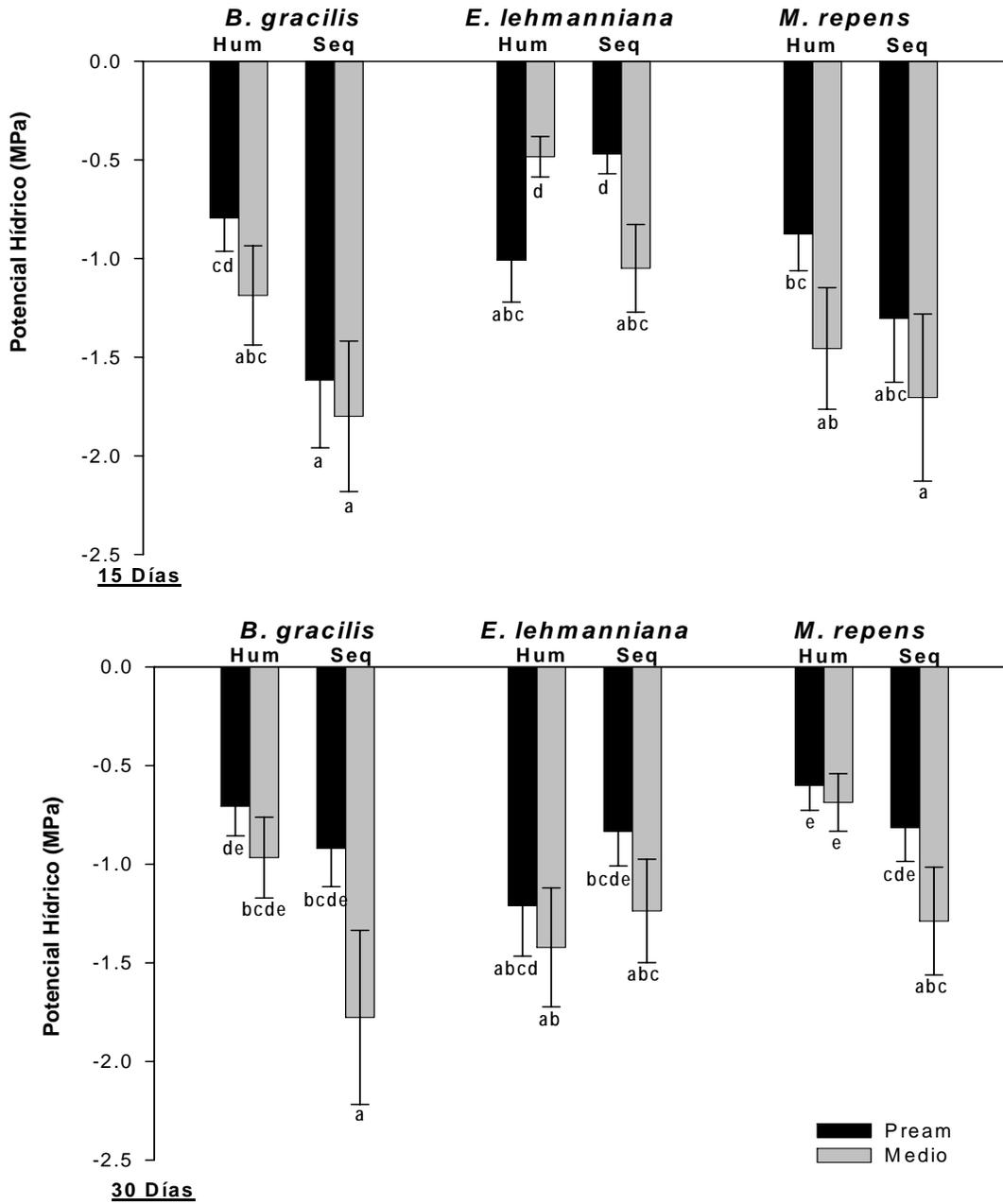


Figura 17. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) el potencial hídrico para las tres especies, dos tratamientos de sequía y las dos fechas (interacción especie*humedad*cosecha*hora, $P=0.0226$). Literales diferentes indican diferencias significativas entre columnas para cada fecha individual.

e. Variables del suelo

Contenido de Amonio en el suelo

Con relación a las tasas de agotamiento de amonio en suelo, se observaron diferencias en las tasas de utilización (Fig. 18, especie*tiempo $P=0.0020$ Anexo, Tabla 18). En las macetas de *B. gracilis* y de *M. repens*, el contenido de amonio del suelo fue menor a los 30 días que a los 15 días en el tratamiento de sequía. En el caso de *E. lehmanniana* no se observó un patrón de disminución de amonio, registrándose valores similares para los dos tratamientos de sequía y en las dos fechas.

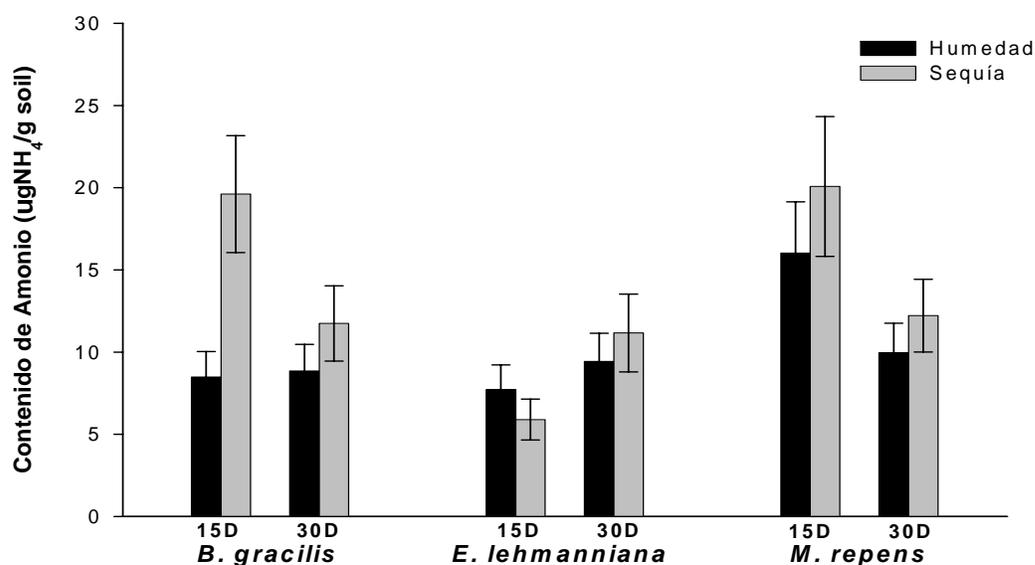


Figura 18. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del contenido de amonio para las tres especies, dos tratamientos de sequía y dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha $P=0.1417$).

Contenido de Nitrato en el suelo

En el caso del contenido de nitrato en suelo se observaron diferencias significativas inducidas por las especies ($P=0.0005$), los tratamientos de humedad ($P=0.0038$) y el tiempo de cosecha ($P=0.0002$). También la interacción

humedad*tiempo fue significativa ($P=0.0006$, Fig. 19. Anexo Tabla 19). Comparando las tres especies, *M. repens* aprovechó menos eficientemente el nitrato en suelo. Las tres especies en conjunto utilizaron más eficientemente el nitrato bajo condiciones de humedad, pero no se observaron mejores tasas de aprovechamiento bajo condiciones de sequía.

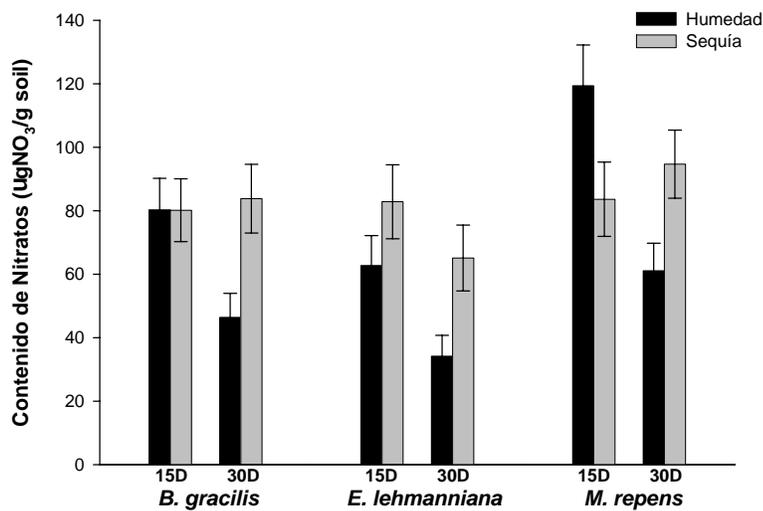


Figura 19. Promedios (Medias retransformadas \pm error estándar) del contenido de nitratos para las tres especies, dos tratamientos de humedad y las dos cosechas (interacción especie*humedad*cosecha, $P=0.2737$). Literales diferentes indican diferencias significativas entre columnas para cada fecha individual.

Capítulo 4. DISCUSIÓN

De acuerdo a las hipótesis planteadas, las especies invasoras exitosas se caracterizarán por exhibir mayores dimensiones de los órganos forrajeadores de recursos (ej. área foliar, densidad radical), además de mostrar estrategias de asignación de biomasa que favorecen la producción económica del tejido vegetal (área foliar específica, longitud radical específica, densidad foliar y radical), así como características fisiológicas clave (potencial hídrico) similares a las exhibidas por las especies nativas y que tienen que ver con la resistencia a los estreses que enfrentan las plántulas. Los resultados del presente estudio coinciden en lo general con estas características generales descritas para las especies gramíneas invasoras (Arredondo *et al.*, 1998). En nuestro caso, la especie invasora exitosa, *E. lehmanniana*, se caracterizó por desarrollar área foliar y raíz extensas (alrededor de 28 cm² y mas de 8 m, respectivamente). Comparada con el desarrollo de *B. gracilis* y *M. repens*, *E. lehmanniana* desarrolló hasta 3 veces mas área foliar y el doble de longitud radical bajo condiciones de humedad disponible (Figs. 8 y 9). Estas diferencias fueron más notables en la cosecha de los 30 días. Sin embargo, aun en la cosecha de los 15 días ya se observan diferencia importantes en el área foliar de *E. lehmanniana* comparado con las otras dos especies. Algunos estudios previos ya han constatado las ventajas de poseer área foliar y sistema radical extensos para forrajear por luz y nutrientes en suelo (Jackson *et al.*, 1990; Huber-Sannwald *et al.*, 1998).

Por principio, estos resultados sugieren que *E. lehmanniana* puede basar parte de su éxito para establecerse y desplazar las especies nativas, mediante órganos que son más extensos y eficientes en el forrajeo de recursos. La eficiencia de forrajeo por recursos del suelo se puede vislumbrar con los resultados del contenido de Nitrato en suelo (Fig. 19), el cual a los 30 días y en la condición de disponibilidad de humedad muestra las concentraciones más bajas.

Estas respuestas de desarrollo del área foliar y de la longitud radical se observaron aun bajo las condiciones experimentales de sequía. En este caso, aunque la magnitud del crecimiento fue de casi un 60% menos comparado al tratamiento de humedad (Figs. 8 y 9), de todas maneras *E. lehmanniana* mostró diferencias proporcionales similares en relación con las otras dos especies como las observadas en el tratamiento de humedad. Así, una vez germinada la semilla, *E. lehmanniana* muestra características que le permiten ocupar rápidamente la mayor cantidad de espacio y por su rápido crecimiento desplazar a las comunidades vegetales nativas (Smith *et al.*, 1997; Lambers *et al.*, 1998).

Melinum repens mostró un desarrollo muy similar al observado en *B. gracilis* en área foliar y longitud radical, sin embargo la estrategia para alcanzar esa morfología fue diferente entre ambas especies. Así, el área foliar alcanzada en *B. gracilis* se logró gracias a la producción de un mayor número de hojas, producidas en un mayor número de tallos. En cambio *M. repens* desarrolló hojas más grandes en un menor número (Fig. 10). En este sentido, *E. lehmanniana* también distribuyó su área foliar en mayor número de hojas y tallos con respecto a la nativa.

Para entender los mecanismos involucrados en la producción de mayor área foliar y longitud de raíces, se examinaron los patrones de asignación de biomasa en hojas y raíces de las tres gramíneas (Figs. 6 y 7). El presente estudio, permitió ver que la capacidad de *E. lehmanniana* para producir mayor área foliar bajo condiciones del 80% de humedad a los 30 días (Fig. 8) no está fundamentada en su superior eficiencia para la producción de tejido foliar (menos materia seca por unidad de área foliar-AFE, Fig. 12) sino en la capacidad para iniciar y producir mayor número de hojas (Fig. 10). Así, contrario a las expectativas *E. lehmanniana* mostró una tendencia diferente a las otras especies en cuanto a reducir (o no cambiar) el AFE y densidad de tejido foliar en plántulas de 30 días. Esta respuesta se contradice con la hipótesis planteada y asimismo, con los resultados de otros estudios donde se ha presentado que las gramíneas anuales exóticas *Bromus tectorum* y *Taeniatherum caput-medusae* producen mayor AFE que especies nativas perennes (Arredondo *et al.*, 1998).

Por su parte, los dos tantos de longitud radical que alcanzó *E. lehmanniana* comparada a *B. gracilis* y *M. repens*, en la condición del 80% de humedad no resultaron de una mayor longitud por unidad de materia seca de raíz (38 m/g, Fig. 13). Este rasgo, no se ajusta de nuevo a la hipótesis propuesta y a los resultados de otros estudios donde se examinaron especies invasoras y las características del LRE (Arredondo *et al.* 1998, Arredondo y Johnson 1998, 1999). Se ha sugerido que una LRE alta permite; primero la construcción a menor costo del tejido radical (Eissenstat 1992, Hodge 2004), segundo, una capacidad de exploración y forrajeo varias órdenes de magnitud superiores a las de la especie nativa e invasora no exitosa (Hodge 2004), tercero y en virtud de las características de estas raíces,

con bajo contenido de materia seca y alto contenido de agua, se espera mayores tasas de retorno por la descomposición de raíces (Eissenstat *et al.*, 1997), finalmente, y a consecuencia de estas mayores tasas de retorno podría existir un incremento en la disponibilidad de nitrógeno y en general en la fertilidad del suelo, lo cual puede favorecer a especies de rápido crecimiento, como es el caso de las especies invasoras (Evans *et al.*, 2001). Alternativamente, un LRE alto se puede explicar como mecanismo adaptado en ambientes pobres en recursos para aumentar la superficie de absorción por unidad de biomasa. Este mecanismo probablemente explica la alta LRE de *E. lehmanniana* bajo condiciones de sequía. Bajo el esquema anterior, es interesante notar la respuesta de *E. lehmanniana* bajo las condiciones del 50% de humedad. En este caso, la longitud radical aunque mayor que en las otras dos especies, fue menos de la mitad que la observada en el tratamiento del 80% (3.4 m, Fig 9). Interesantemente, en este mismo tratamiento la LRE fue casi tres veces más que la observada en el tratamiento de 80% de humedad. Bajo estas condiciones mas limitantes para el crecimiento, *E. lehmanniana* fue altamente eficiente en la construcción de raíces.

La respuesta reportada en este estudio es contradictoria a previos estudios en donde observaciones de LRE altos se relacionan con ambientes fértiles o más propicios para el crecimiento. Investigación empírica y de modelación ha mostrado que LRE altos benefician a las plantas con mayores capacidades de exploración y forrajeo de nutrientes en suelo y agua, lo que convierte a estas especies en buenos competidores (Eissenstat, 1992). Sin embargo, la producción de raíces con alto LRE tiene un costo el cual está relacionado con menor longevidad de estas raíces (Eissenstat, 1992). Aunque la respuesta que se describe para *E.*

lehmanniana se alcanza a vislumbrar en las dos otras especies, ésta es observable únicamente en la cosecha de los 15 días y no a la magnitud observada en *E. lehmanniana*. La mayor longitud radical alcanzada gracias a una mejor eficiencia en su construcción (Alta) puede otorgar una gran ventaja para la colonización inicial en pastizales semiaridos establecidos, sobretodo en aquellos donde la dominancia de *B. gracilis* ha sido menguada. En un estudio previo Medina *et al.* (2007) demostró que en varias comunidades de pastizal en donde *B. gracilis* ha perdido dominancia, el contenido de agua en suelo en plena estación de lluvias puede ser 3 o 4 % mas que en comunidades dominadas por *B. gracilis* (13 vs. 9%). Lo anterior aunado a las características del crecimiento radical que le otorgan mayor capacidad de captura de recursos del suelo y competitividad, pueden minimizar los costos de raíces efímeras y otorgar bastantes posibilidades para establecerse en pastizales semiáridos con cierto nivel de disturbio. En comparación *M. repens*, aunque mostró una estrategia de desarrollo radical que incremento la LRE en el tratamiento de 50% de humedad, ésta se restringió únicamente a los primeros 15 días, aparte de que fue muy similar a la exhibida por *B. gracilis* (Fig. 13).

Posiblemente y gracias a las características del sistema radical las cuales le otorgan mejor conductividad hidráulica radical ($> LRE >$ conductividad hidráulica, Graham y Sylvertsen, 1984), *E. lehmanniana* pareció no experimentar estrés a sequía previo a la última cosecha, aunque si se observó mayor estrés previo a la cosecha de los 15 días cuando la plántula aun era demasiado pequeña. En cambio *M. repens* y *B. gracilis* sí manifestaron potenciales de agua más negativos en las plántulas desarrolladas en la condición del 50% de humedad (Fig. 17),

sugiriendo que *E. lehmanniana* puede tolerar aun mayores deficiencias de agua en suelo.

Finalmente, la capacidad de estas especies para capturar N inorgánico del suelo dependió del tipo de ión y del tratamiento de humedad. Así, *B. gracilis* y *M. repens* fueron eficientes en reducir el contenido de NH_4 bajo condiciones de sequía y el de NO_3 bajo condiciones de humedad; en cambio, *E. lehmanniana* solamente mostró capacidad de captura de NO_3 bajo condiciones de 80% de humedad. Estos resultados sin embargo, no indican una estrategia particular de forrajeo de recursos que indique ventajas de las especies exóticas.

Capítulo 5. CONCLUSIONES

El presente estudio comparó tres especies: una gramínea africana introducida en los pastizales semiáridos de México que ha sido reportada como una invasora exitosa en el Estado de Chihuahua, otra gramínea africana con historia de introducción similar pero que no ha invadido aún los pastizales semiáridos del Desierto Chihuahuense, y la especie nativa *B. gracilis*. El estudio consistió en una comparación de rasgos de crecimiento, morfológicos y fisiológicos inherentes de las especies.

Los resultados del estudio nos permitieron identificar varios rasgos, los cuales pueden favorecer una invasión exitosa de *E. lehmanniana*, particularmente en pastizales semiáridos degradados. Por ejemplo *E. lehmanniana* exhibe características de crecimiento (biomasa, longitud radical y área foliar), morfología (números de hojas y tallos) que le otorgan ventaja de tamaño y que posiblemente le permite ser exitosa. Este rápido aumento de la biomasa en su estado de plántula, facilita la adquisición de mayor cantidad de espacio, tanto aéreo como subterráneo, para capturar recursos principalmente la humedad del suelo, incluso bajo condiciones moderadas de sequía.

M. repens aunque presenta características similares a la otra especie africana, muestra respuestas más similares a las observadas en *B. gracilis*, lo cual sugiere que debe existir mucho traslape en la adquisición de recursos entre esta y la vegetación nativa, lo cual pudiera explicar que *M. repens* no sea una especie exótica exitosa invadiendo las zonas cubiertas por *B. gracilis*.

Aunque el presente estudio se realizó bajo condiciones de invernadero las cuales no representan las condiciones a las que están expuestas las plántulas bajo condiciones naturales, los resultados del presente estudio pueden permitir explorar en estudios de campo las respuestas que sugieren ventajas para las especies invasoras. En este estudio, las estrategias de asignación de biomasa en raíces resultaron sugestivas particularmente en *E. lehmanniana* bajo condiciones de humedad de suelo reducida. La estrategia aunque inusual de acuerdo a la literatura consultada, podría otorgar ventajas de establecimiento a esta gramínea invasora particularmente en pastizales con cierto grado de deterioro.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R.L. 1996. Downy brome (*Bromus tectorum*) emergence variability in a semiarid region. *Weed Technology*, 10: 750–753.
- Arredondo, J. T., T. A. Jones y D. A. Johnson. 1998. Seedling growth of intermountain perennial and weedy annual grasses. *Journal of Range Management* 51:584-589.
- Arredondo, J. T. y D. A. Johnson. 1999. Root architecture and biomass allocation of three range grasses in response to nonuniform supply of nutrients and shoot defoliation. *New Phytologist* 143:373-385
- Barrow J. R., P. Osuna-Avila e I. Reyes-Vera. 2004. Fungal endophytes intrinsically associated with micropropagated plants regenerated from native *Bouteloua eriopoda* Torr. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. *In vitro Cellular Development Biology-Plant* 40:608-612
- Belnap J., S. L. Phillips, S. K. Sherrod y A. Moldenke. 2005. Soil biota can change after exotic plant invasion: does this affect ecosystem processes? *Ecology* 86(11):3007-3017.
- Belnap J. y S. L. Phillips. 2001. Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological applications* 11(5):1261-1275.
- Booth M. S., M. M. Caldwell y J. M. Stark. 2003. Overlapping resource use in three Great Basin species: implications for community invisibility and vegetation dynamics. *Journal of Ecology* 91:36-48
- Bray S. R., K. Kitajima y D. Sylvia. 2003. Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. *Ecological Applications* 13(3):565-574.
- Brooks M. L. 2003. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert. *Journal of Applied Ecology* 40:344-353
- Chambers, N. y T. Oshant. 2004. Plantas Invasoras del Desierto Sonorense. Sonoran Institute, Environmental Education Exchange y National Fish and Wildlife Foundation. E.U.A.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). Malezas de México. Publicación electrónica <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/paginas/lista-plantas.htm>. Accesado Septiembre 2007.

- Comisión Técnica para la determinación regional de los Coeficientes de Agostadero (COTECOCA) 1991. Las gramíneas de México. Tomo II y III. SARH. México.
- Cornelissen J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380
- D'Antonio C. M. y P. M. Vitousek 1992. Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 23:63-87
- Ehrenfeld J. G., P. Kourtev y W. Huang. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications* 11(5):1287-1300.
- Esqueda M. H., A. Melgoza, M. Sosa, R. Carrillo y J. Castro. 2005. Emergencia y sobrevivencia de gramíneas con diferentes secuencias de humedad/sequía en tres tipos de suelo. *Técnica Pecuaria de México*. 43(1):101-115.
- Evans R. D., R. Rimer, L. Sperry y J. Belnap. 2001. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications* 11(5):1301-1310.
- Fair, J., Lauenroth W. K., Coffin D. P. 1999. Demography of *Bouteloua gracilis* in a mixed prairie: analysis of genets and individuals. *Journal of Ecology* 87:233–243.
- Fernández R. J., M. Wang y J. F. Reynolds 2002. Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C4 grasses. *New Phytologist* 155: 79–88
- Ford P. L., D. U. Potter, R. Pendleton, B. Pendleton, W. A. Robbie y G. J. Gottfried. 2004. Southwestern Grassland Ecology. Chapter 3. En: USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-135
- Graham J. H. y J. P. Syversten. 1984. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the hydraulic conductivity of roots of two citrus rootstocks. *New Phytologist* 97(2):277-284.
- Grime J. P. 1984. The ecology of species, families and communities of the contemporary British flora. *New Phytologist* 98:15-33

- Herrera, Y., P. M., Peterson y M. de la Cerda. 2004. Revisión de *Bouteloua* Lag. (Poaceae). Editores: CIIDIR, CONABIO, Filo de agua. México. Pp. 58-71, 85-95
- Hierro J. L., J. L. Maron y R. M. Callaway. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93:5–15.
- Hodge A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162:9–24.
- Huber-Sannwald E., D. A. Pyke, M. M. Caldwell y S. Durham. 1998. Effects of nutrient patches and root systems on the clonal plasticity of a rhizomatous grass. *Ecology* 79(7):2267-2280.
- Hyder D. N., A. C. Everson y R. E. Bement. 1971. Seedling morphology and seedling failures with blue-grama. *Journal of Range Management* 24:287-292.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2007. <http://www.inegi.gob.mx/inegi/default.aspx> Accesado Octubre de 2007
- Jackson R. B., J. H. Manwaring y M. M. Caldwell. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344:58-60
- Keeney y Nelson. 1982. in Speaks, eds. *Methods of soil analysis. Part 3 Chemical methods*. Pp. 906-908.
- Klironomos J. N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84(9):2292-2301.
- Lambers H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Lauenroth W. K., E. O. Sala, D. P. Coffin y T. B. Kirchner. 1994. The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological Applications* 4:741-749
- Levine J. M., M. Vilá, C.M. D'Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis y S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:775-781
- Mack M. C. y C. M. D'Antonio. 2003a The effects of exotic grasses on litter decomposition in a Hawaiian woodland: the importance of indirect effects. *Ecosystems* 6:723-738

- Mack M. C. y C. M. D'Antonio. 2003b Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecological Applications* 13(1):154-166.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*. 10: 689–710.
- Mack, R.N. 1989. Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. *Biological Invasions: a Global Perspective*. En J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson, pp. 155–179. John Wiley & Sons, New York.
- Mcg King W. y B. J. Wilson. 2006. Differentiation between native and exotic plant species from a dry grassland: fundamental responses to resource availability, and growth rates. *Austral Ecology* 31:996-1004.
- Medina-Roldan, E., J. T. Arredondo, E. Huber-Sannwald, L. Chapa-Vargas y V. Olalde-Portugal. 2007. Grazing effects on fungal root symbionts and carbon and nitrogen storage in a shortgrass steppe in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. In press.
- Millenium Ecosystem Assessment. Invasive species 2005. Publicación electrónica <http://www.maweb.org/en/index.aspx> Accesado, Octubre de 2006.
- Miranda K. M., M. G. Espey y D. A. Wink. 2001. A rapid simple spectrophotometric method for simultaneous detection of nitrate and nitrite. *NITRIC OXIDE: Biology and Chemistry* 5(1):62-71
- Moora M., M. Öpik, R. Sen y M. Zobel. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18:554-562
- Possley, J. y J., Maschinski. 2006. Competitive effects of the invasive grass *Rhynchelitrum repens* (Willd.) C. E. Hubb. on pine rockland vegetation. *Natural Areas Journal* 26:391-395|
- Reinhart K., y R. Callaway. 2006. Soil Biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445-457
- Reich P. B., D. Tilman, J. Craine, D. Ellsworth, M. G. Tjoelker, J. Knops, D. Wedin, S. Naeem, D. Bahaiddin, J. Goth, W. Bengtson y T. D. Lee. 2001. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist* 150(2):435-448

- Richardson D., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S.J. Milton y M. Rejmaneck. 2000. Plant Invasions: the role of mutualisms. *Biological Review*. 75:65-93
- Rzedowsky, 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Smith., S. D., R. K. Monson y J. E. Anderson. 1997. Physiological Ecology of North American desert plants. Ed. Springer. USA. Pp. 5-15, 141-158, 179-189 y 199-225.
- Stinson K. A., S. A. Campbell, J. R. Powell, B. E. Wolfe, R. M. Callaway, G. C. Thelen, S. G. Hallett, D. Prati y J. N. Klironomos. 2006. Invasive plants suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology* 4(5):0727-0731
- Upadhyaya, M.K., Turkington, R. y McIlvride, D. 1986. The biology of Canadian weeds. 75. *Bromus tectorum* L. *Canadian Journal of Plant Science*, 66, 689–709.
- van der Heijden M. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters* 7:293-303
- Vitouseck P. M., C. M. D'Antonio, L. Loope, M. Rejmaneck. y R. Westbrooks. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):1-16
- Vitouseck, P. M., C. M. Dantonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist* 84, no. 5: 468-78.
- Whisenant, S.G. 1990. Changing fire frequencies on Idaho's Snake River Plains: Ecological and management implications. In *Proceedings – Symposium on Cheatgrass Invasion, Shrub Die off, and Other Aspects of Shrub Biology and Management*. General Technical Report INT-276 (eds E.D. McArthur, E.M. Romney, S.D. Smith & P.T. Tueller), pp. 4–10. US USDA Forest Service Intermountain Research Station, Ogden
- Williams D. G. y R. A. Black. 1994. Response to drought for a native and introduced Hawaiian grass. *Oecologia* 97: 512–519
- Williams D.G. y Z. Baruch. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2:123-140

ANEXOS

TABLAS ESTADÍSTICAS

Tabla 1. ANOVA del porcentaje de germinación de las especies nativas y no nativas.

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
Especies	6	17704.28571	2950.71429	20.15	<.0001

Tabla 2. ANOVA del porcentaje de germinación de las especies con tratamiento de lavado.

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
Especie	5	37636.87500	7527.37500	45.21	<.0001
Lavado	1	12780.62500	12780.62500	76.76	<.0001
Especies*Lavado	3	1021.87500	340.62500	2.05	0.1194

Tabla 3. ANOVA del porcentaje de germinación de las especies con tratamiento de dos tipos de suelo.

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
Especie	3	6286.875000	2095.625000	10.54	<.0001
Suelo	1	1380.625000	1380.625000	6.95	0.0128
Especies*Suelo	3	96.875000	32.291667	0.16	0.9208

Tabla 4. ANOVA del porcentaje de germinación de las especies *B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens* en condiciones de invernadero.

Especies	Medias	Error Estándar	Pr > F
<i>B. gracilis</i>	25.8325000	2.1282151	<.0001
<i>E. lehmanniana</i>	26.6662500	2.1282151	<.0001
<i>M. repens</i>	7.5000000	2.1282151	0.0020

Tabla 5. ANOVA de la biomasa total para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	7.78366032	3.89183016	35.17	<.0001
hum	1	4.99309682	4.99309682	45.13	<.0001
spp*hum	2	0.32258951	0.16129475	1.46	0.2392
time	1	6.32771262	6.32771262	57.19	<.0001
spp*time	2	0.02912282	0.01456141	0.13	0.8769
hum*time	1	1.32219707	1.32219707	11.95	0.0009
spp*hum*time	2	0.16230685	0.08115343	0.73	0.4836

Tabla 6. ANOVA de la biomasa aérea para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	14.71722885	7.35861443	69.51	<.0001
hum	1	5.99619520	5.99619520	56.64	<.0001
spp*hum	2	0.18062166	0.09031083	0.85	0.4302
time	1	6.67731203	6.67731203	63.07	<.0001
spp*time	2	0.15487495	0.07743748	0.73	0.4846
hum*time	1	0.96964470	0.96964470	9.16	0.0034
spp*hum*time	2	0.14310422	0.07155211	0.68	0.5118

Tabla 7. ANOVA de la biomasa de raíces para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	2.40833013	1.20416506	9.50	0.0002
hum	1	5.20394076	5.20394076	41.05	<.0001
spp*hum	2	0.45991318	0.22995659	1.81	0.1701
time	1	5.18597810	5.18597810	40.91	<.0001
spp*time	2	0.04767351	0.02383675	0.19	0.8290
hum*time	1	2.08765584	2.08765584	16.47	0.0001
spp*hum*time	2	0.04167804	0.02083902	0.16	0.8487

Tabla 8. ANOVA del área foliar para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	55.16416225	27.58208112	69.46	<.0001
hum	1	35.22627535	35.22627535	88.71	<.0001
spp*hum	2	0.89651387	0.44825693	1.13	0.3288
time	1	17.92226671	17.92226671	45.13	<.0001
spp*time	2	1.74694587	0.87347293	2.20	0.1178
hum*time	1	1.80977701	1.80977701	4.56	0.0360
spp*hum*time	2	0.63606115	0.31803058	0.80	0.4527

Tabla 9. ANOVA de la longitud radical total para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	12.18794188	6.09397094	12.70	<.0001
hum	1	13.97828186	13.97828186	29.13	<.0001
spp*hum	2	0.59717929	0.29858964	0.62	0.5397
time	1	25.67639715	25.67639715	53.50	<.0001
spp*time	2	0.61751797	0.30875898	0.64	0.5286
hum*time	1	4.60484685	4.60484685	9.60	0.0028
spp*hum*time	2	0.68294628	0.34147314	0.71	0.4944

Tabla 10. ANOVA del número de hojas para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	2.87389923	1.43694961	51.24	<.0001
hum	1	1.12975105	1.12975105	40.28	<.0001
spp*hum	2	0.03204374	0.01602187	0.57	0.5672
time	1	1.59098256	1.59098256	56.73	<.0001
spp*time	2	0.08055081	0.04027540	1.44	0.2442
hum*time	1	0.17723927	0.17723927	6.32	0.0141
spp*hum*time	2	0.18144601	0.09072300	3.23	0.0448

Tabla 11. ANOVA del número de tallos para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	4.27070011	2.13535005	49.51	<.0001
hum	1	1.53129389	1.53129389	35.50	<.0001
spp*hum	2	0.20681042	0.10340521	2.40	0.0978
time	1	2.84126041	2.84126041	65.87	<.0001
spp*time	2	0.05703579	0.02851789	0.66	0.5192
hum*time	1	0.08951247	0.08951247	2.08	0.1538
spp*hum*time	2	0.06200177	0.03100088	0.72	0.4906

Tabla 12. ANOVA del área foliar específica para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	1593.665372	796.832686	46.40	<.0001
hum	1	266.382748	266.382748	15.51	0.0002
spp*hum	2	2.657015	1.328507	0.08	0.9256
time	1	715.510153	715.510153	41.66	<.0001
spp*time	2	78.950968	39.475484	2.30	0.1073
hum*time	1	197.106060	197.106060	11.48	0.0011
spp*hum*time	2	13.071258	6.535629	0.38	0.6848

Tabla 13. ANOVA de la longitud radical específica para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	0.47390235	0.23695118	4.71	0.0119
hum	1	0.73063220	0.73063220	14.53	0.0003
spp*hum	2	0.03568590	0.01784295	0.35	0.7024
time	1	0.15413153	0.15413153	3.07	0.0842
spp*time	2	0.41659372	0.20829686	4.14	0.0198
hum*time	1	0.04206130	0.04206130	0.84	0.3634
spp*hum*time	2	0.35700695	0.17850347	3.55	0.0338

Tabla 14. ANOVA de la proporción raíz:tallo para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	18.90670778	9.45335389	47.78	<.0001
hum	1	0.22493099	0.22493099	1.14	0.2897
spp*hum	2	0.34255773	0.17127886	0.87	0.4249
time	1	0.45330867	0.45330867	2.29	0.1343
spp*time	2	0.46372681	0.23186341	1.17	0.3154
hum*time	1	0.03428697	0.03428697	0.17	0.6784
spp*hum*time	2	0.43142525	0.21571262	1.09	0.3414

Tabla 15. ANOVA de la densidad del tejido foliar para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	0.86599806	0.43299903	100.77	<.0001
hum	1	0.03844410	0.03844410	8.95	0.0038
spp*hum	2	0.01320296	0.00660148	1.54	0.2219
time	1	0.11972327	0.11972327	27.86	<.0001
spp*time	2	0.02056184	0.01028092	2.39	0.0983
hum*time	1	0.03339696	0.03339696	7.77	0.0067
spp*hum*time	2	0.00211266	0.00105633	0.25	0.7827

Tabla 16. ANOVA de la densidad del tejido radical para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).
(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	0.38092585	0.19046292	6.89	0.0018
hum	1	0.06206560	0.06206560	2.25	0.1381
spp*hum	2	0.34693517	0.17346758	6.28	0.0030
time	1	0.00405076	0.00405076	0.15	0.7029
spp*time	2	0.15059815	0.07529908	2.72	0.0720
hum*time	1	0.07451094	0.07451094	2.70	0.1047
spp*hum*time	2	0.24954018	0.12477009	4.51	0.0140

Tabla 17. ANOVA del potencial hídrico para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días) a dos horas del día (preamanecer y medio día).

(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha, **hora**=preamanecer y mediodía).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
Spp	2	0.18009255	0.09004627	3.23	0.0457
Hum	1	0.26932469	0.26932469	9.65	0.0027
Spp*hum	2	0.32272981	0.16136490	5.78	0.0048
time	1	0.01861757	0.01861757	0.67	0.4168
Spp*time	2	0.74533449	0.37266725	13.36	<.0001
Hum*time	1	0.00486197	0.00486197	0.17	0.6776
Spp*hum*time	2	0.03871258	0.01935629	0.69	0.5031
hora	1	0.36484231	0.36484231	13.08	0.0006
Spp*hora	2	0.04014416	0.02007208	0.72	0.4906
Hum*hora	1	0.10952309	0.10952309	3.93	0.0515
Spp*hum*hora	2	0.17840342	0.08920171	3.20	0.0470
time*hora	1	0.01806924	0.01806924	0.65	0.4237
Spp*time*hora	2	0.02563481	0.01281741	0.46	0.6335
Hum*time*hora	1	0.00029798	0.00029798	0.01	0.9180
Spp*hum*time*hora	2	0.22342900	0.11171450	4.00	0.0226

Tabla 18. ANOVA del contenido de amonio en el suelo para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).

(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	3.84360885	1.92180443	8.67	0.0004
hum	1	1.24845426	1.24845426	5.63	0.0202
spp*hum	2	1.34886070	0.67443035	3.04	0.0537
time	1	0.21719747	0.21719747	0.98	0.3255
spp*time	2	2.99742402	1.49871201	6.76	0.0020
hum*time	1	0.01136327	0.01136327	0.05	0.8215
spp*hum*time	2	0.88941808	0.44470904	2.01	0.1417

Tabla 19. ANOVA del contenido de nitrato en el suelo para tres especies (*B. gracilis*, *E. lehmanniana* y *M. repens*) bajo dos condiciones de humedad (50 y 80% de la Capacidad de campo) en dos tiempos de cosecha (15 y 30 días).

(**spp**= especies, **hum**=tratamiento de humedad, **time**=tiempo de cosecha).

Fuente de Variación	GL	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medias	Valor F	Pr > F
spp	2	38.77281207	19.38640603	8.43	0.0005
hum	1	20.48797420	20.48797420	8.91	0.0038
spp*hum	2	9.68648032	4.84324016	2.11	0.1289
time	1	34.23791179	34.23791179	14.89	0.0002
spp*time	2	1.19754454	0.59877227	0.26	0.7715
hum*time	1	29.96698695	29.96698695	13.03	0.0006
spp*hum*time	2	6.07304800	3.03652400	1.32	0.2732