



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA

UNAM



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

**PRODUCCION PRIMARIA NETA AEREA DEL ESTRATO
HERBACEO Y EFECTO DEL GANADO SOBRE SU
COMPOSICION FLORISTICA EN LA RESERVA DE LA
BIOSFERA "LA MICHILIA" DGO.**

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta

ANTONIO CARRILLO SOBERON

México, D. F.

1982



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A MIS PADRES

I N D I C E

Agradecimientos

Resumen

I.	INTRODUCCION	1
II.	ANTECEDENTES	
2.1	La Producción Primaria como Proceso Fundamental de los Ecosistemas	3
2.2	Factores Limitantes de la Producción Primaria	7
2.3	Efecto del Pastoreo en la Producción Aérea de las Comunidades Herbáceas	15
2.4	Efectos del Pastoreo en la Composición Florística de las Comunidades Herbáceas	19
2.5	El Problema de la Estimación de la Producción Primaria Aérea en Comunidades Herbáceas	23
III.	OBJETIVOS	32
IV.	CARACTERISTICAS AMBIENTALES DE LA ZONA DE TRABAJO	
4.1	Situación Geográfica	33
4.2	Clima	34
4.3	Fisiografía	37
4.4	Geología	39
4.5	Suelo	40
4.6	Descripción de las Areas de Estudio	

4.6.1 "El Olvido"	40
4.6.2 "Mesa Larga"	42
4.6.3 Area no Pastoreada	42

V. METODOS

5.1 Ubicación de los Sitios de Muestreo	43
5.2 Muestreos de Cosecha Herbácea	
5.2.1 Muestreos Preliminares	46
5.2.2 Diseño Definitivo de Muestreo	49
5.3 Análisis Estadístico de los Datos	61
5.4 Muestreo del Suelo en los Sitios Estudiados y Estimaciones de Densidad Total de Arboles en los Sitios de Bosque . .	62

VI. RESULTADOS Y DISCUSION

6.1 Variaciones Temporales y por Sitios de la Cosecha Herbácea	64
6.2 Cosecha Viva	68
6.3 Cosecha de Material Muerto	94
6.4 Estimaciones de Producción Primaria	
6.4.1 Método de Wiegert y Evans	98
6.4.1.1 Tasa de Descomposición del Mantillo	99
6.4.1.2 Mortalidad	103
6.4.1.3 Producción Primaria Neta	109
6.4.2 Estimaciones de Producción por el Incremento Estacional en la Cosecha Total	111

6.4.3 Estimaciones de Producción Considerando la Biomasa o Material Verde	115
6.4.4 Recrecimiento	118
6.5 La Producción Herbácea en Relación a Factores Ambientales	
6.5.1 Densidad Absoluta de Arboles y Area Basal	125
6.5.2 Suelo	132
6.6 Utilización o Herbivoría	145
6.7 Composición Florística	147
6.7.1 Sitios de Pastizal	150
6.7.2 Sitios de Bosque	157
6.7.3 Efecto del Ganado en la Composición Florística	159
VII. CONCLUSIONES	163
VIII. LITERATURA CITADA	172
IX. APENDICE	181

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco a la M. en C. Sonia Gallina su valiosa asesoría y constante apoyo brindados para la realización de este trabajo.

Al M. en C. Nicolás Aguilera le agradezco la gran ayuda prestada para la realización de los estudios de suelo, tanto con su consejo y asesoría como por las facilidades tan generosamente brindadas para la elaboración de los análisis.

Agradezco a las biólogas Lourdes Flores y Silvia Sánchez su paciente y valiosa colaboración así como la de todos los compañeros de los laboratorios de Edafología tanto en la Facultad de Ciencias como en el Instituto de Geología de la UNAM.

A la bióloga Lourdes Rico, al Sr. Francisco Ramos y en general a los compañeros del Herbario Nacional en el Instituto de Biología de la UNAM les agradezco la gran ayuda prestada en la identificación de los ejemplares botánicos.

A la M. en C. Celina Díaz Pulido su valiosa colaboración en la identificación de las gramíneas.

Al M. en C. Exequiel Ezcurra y al Dr. Carlos Montaña les agradezco las útiles sugerencias y comentarios aportados acerca de varios aspectos del trabajo.

Al Dr. Antoine Cornet le agradezco sus estimulantes comentarios y sugerencias sobre varios aspectos del trabajo.

A la bióloga Angelina Martínez, al M. en C. Francisco González M., al biólogo Javier Valdés y a la M. en C. Irene Pisanty les agradezco las valiosas sugerencias y comentarios aportados en la revisión de este trabajo.

Al Sr. Federico Alvarado le agradezco la ayuda prestada en el trabajo de campo.

A Mónica Rojas y a Irma Martínez su eficiente colaboración en el trabajo de mecanografiar el manuscrito.

Este trabajo se realizó gracias al apoyo brindado por el Instituto de Ecología como parte del Proyecto "Michilía". Se contó con la ayuda económica de las siguientes instituciones: Secretaría de Educación Pública, Subsecretaría de Educación Superior e Investigación Científica, Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica, Secretaría de Programación y Presupuesto, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Gobierno del Estado de Durango y Programa "Man and Biosphere" UNESCO.

RESUMEN

Se estimó la productividad primaria neta aérea de la vegetación herbácea en la Reserva de la Biósfera "La Michilfa" en Durango. Se estudiaron cinco sitios en bosque de encino-pino y cinco sitios en pastizal. Se determinó la variación estacional en los compartimentos de material vivo y muerto, estimándose la tasa de descomposición del mantillo y la mortalidad.

Los análisis de varianza aplicados a las cosechas viva y muerta arrojaron variaciones significativas por causa de los sitios y los tiempos de colecta ($P < 0.01$). Las interacciones sitios X fechas fueron significativas para los dos compartimentos ($P < 0.01$). Esto indica diferente comportamiento en el tiempo para los distintos sitios. El patrón de variación temporal de la biomasa es claramente unimodal y el valor máximo se asocia con la época de mayor precipitación. La biomasa aumenta constantemente desde un valor mínimo en mayo hasta el máximo estimado en octubre. En esta fecha los sitios de pastizal mostraron una variación de 75.3 a 178.3 g/m². En los sitios de bosque la biomasa herbácea varió de 17.8 a 62.9 g/m².

Se encontraron dos fenologías de crecimiento entre las distintas especies, las anuales alcanzaron la mayor parte de su máxima biomasa tres o cuatro semanas después de haber comenzado las lluvias, en cambio, las especies

perennes, distribuyeron su actividad de producción aérea a todo lo largo de la estación de crecimiento, llegando incluso a concentrarla en la segunda mitad de ésta.

La dinámica del material muerto fue más errática que la observada en la biomasa. Al contrario de lo ocurrido con ésta el material muerto varió más por causa de los sitios que por causa de los tiempos de colecta. La necromasa mostró una dinámica más compleja producto de la acción combinada de la descomposición y la mortalidad. La descomposición del material muerto mostró una clara relación con las condiciones de humedad y temperatura.

La mortalidad fue mínima al inicio de la estación de crecimiento y se incrementó al avanzar ésta.

Con respecto a los métodos usados para la estimación de la producción herbácea, el recrecimiento total mostró una alta correlación con los máximos valores de biomasa estimados independientemente. De esta manera se plantea la posibilidad de elaborar un método fácil y preciso para estimar la producción herbácea total.

La capacidad de intercambio de cationes en el suelo afecta de manera clara la producción herbácea. Esto a su vez posiblemente repercute en la densidad total y área basal promedio alcanzada por el estrato arbóreo.

El pastoreo altera la composición y funcionamiento de las comunidades herbáceas. Al disminuir la importancia

de las especies previamente dominantes aumenta la de especies anteriormente escasas e ingresan elementos invasores. Esto aumenta considerablemente la diversidad. El pastoreo modifica la dinámica del sistema ya que provoca una salida de materiales y el pisoteo convierte parte del material muerto en pié en mantillo. De esta manera se acelera la descomposición del material muerto y por lo tanto el recambio de nutrientes. La menor cantidad de necromasa que se acumula en los sitios pastoreados provoca una pérdida de humedad en la superficie del suelo, ésto repercute en la productividad de los sitios, en la composición de la comunidad y posiblemente en la estabilidad del sistema.

1. INTRODUCCION

El presente trabajo continúa los estudios ya iniciados tendientes a la comprensión de la organización y funcionamiento del ecosistema de bosque templado seco, el cual ocupa una gran parte del área de la Reserva de la Biósfera de "La Michilfa" en Durango. En este caso el enfoque se centra en la dinámica de productividad y estudio de las condiciones florísticas del estrato herbáceo, tanto en bosque como en pradera. Se analizan algunas relaciones de esta producción con las condiciones edáficas, de cobertura arbórea y de utilización o pastoreo por el ganado vacuno.

Las comunidades estudiadas se encuentran en los bosques de Quercus y de Quercus y Pinus descritos por Rzedowski (1978) para la República Mexicana. Los bosques de "La Michilfa" se denominan secos debido a que se presentan en regiones con precipitación anual promedio en la porción inferior del rango de 350 a 1200 mm dentro del cual se desarrollan (Rzedowski, op.cit.).

Las áreas de pastizal estudiadas forman parte de las aberturas naturales o inducidas que se encuentran en este tipo de vegetación.

La Reserva de la Biósfera "La Michilfa" fue creada dentro del programa "Hombre y Biósfera" (MAB: Man and Biosphere) programa intergubernamental estable-

cido en Noviembre de 1970 por la conferencia de UNESCO en París con la participación de otros organismos de Naciones Unidas. Dentro del programa MAB, el proyecto 8 tiene como objetivo establecer una red mundial de áreas protegidas denominadas Reservas de la Biósfera, destinadas a la conservación de la diversidad de especies y del material genético de regiones ecológicamente significativas, además de servir como base para la investigación, capacitación y educación. Dentro del marco de recomendaciones del programa MAB, se creó en el Estado de Durango, la Reserva de la Biósfera "La Michilfa", gracias a los esfuerzos del Instituto de Ecología y contando con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), del gobierno del Estado de Durango y de los campesinos y pequeños propietarios de la región.

En "La Michilfa" se realizan investigaciones tanto básicas como aplicadas, por medio de las cuales se pretende llegar a un conocimiento mejor y más profundo de los recursos bióticos existentes en los ecosistemas representados en ella.

Este conocimiento es fundamental para lograr una explotación racional de los recursos aumentando el nivel de vida de los habitantes de estas zonas y al mismo tiempo con el manejo apropiado, mantener y mejorar los recursos explotables de la región. El estudio

de la productividad reviste importancia tanto teórica como aplicada.

Como elemento básico en las funciones del ecosistema, la producción primaria se conecta íntimamente con otros procesos, particularmente el ciclaje de nutrientes y el flujo de energía. Desde un punto de vista práctico conocer la capacidad de carga es fundamental como respaldo de un manejo apropiado de la zona, ya sea para fines ganaderos, de sustentación de fauna silvestre o ambas.

II. ANTECEDENTES

2.1. La Producción Primaria como Proceso Fundamental de los Ecosistemas.

Los seres vivos para mantener su organización estructural necesitan absorber de su ambiente una forma de energía, retornando luego al sistema una cantidad equivalente en alguna otra forma. La energía que constituye al organismo y que no se disipa al ambiente como calor o movimiento constituirá a su vez el soporte de otros seres vivos que conviven con él en el ecosistema.

Partiendo de la necesidad universal de los organismos del suministro de una fuente de energía, se puede hacer una distinción entre los que aprovechan la

energía luminosa proveniente del sol como su fuente primaria: las plantas verdes, y aquellos que utilizan parte de esta energía fijada en la fotosíntesis para su supervivencia: los organismos heterótrofos.

La producción primaria constituye el primer eslabón en el flujo unidireccional de la energía. Esta no es recuperable ya que la cantidad total que ingresa al ecosistema se disipa finalmente de alguna manera. En cambio los nutrientes se integran en una dinámica cíclica ya que son utilizados más de una vez por los distintos organismos.

La producción primaria bruta es la cantidad total de materia orgánica asimilada por una comunidad vegetal durante un intervalo de tiempo definido (Milner y Hughes, 1968). Estrictamente esta cantidad excluye a las sales minerales y agua extraídas del medio por la planta y utilizados durante el proceso fotosintético. Si a esta cantidad total de energía asimilada se le resta la que es utilizada por las plantas durante la respiración, se obtiene la cantidad total de energía o biomasa que ingresa al ecosistema como material disponible para el consumo de los heterótrofos herbívoros. Así sucesivamente, una fracción de la energía asimilada a un cierto nivel se hará disponible para los organismos que se encuentran en el nivel trófico siguiente.

La producción primaria neta es la cantidad que se cuantifica por los métodos de cosecha y que también ha recibido el nombre de asimilación neta o fotosíntesis aparente. La diferencia entre esta cantidad con respecto a la asimilación total o fotosíntesis total sería la energía o biomasa utilizada en la respiración. Si dentro de la producción primaria neta sólo se considera la biomasa o contenido total de energía que es incorporado en las partes aéreas de las plantas (hoja, tallo, semilla y órganos asociados) se obtiene la producción primaria neta aérea. La fracción de la productividad primaria bruta gastada en la respiración vegetal varía aproximadamente entre un 20 y un 80%. (Whittaker y Marks, 1975). Para comunidades de plantas con estructuras comparables, la tasa de respiración se incrementa con la temperatura, para comunidades con temperaturas similares, la tasa de respiración se incrementa con la masividad de la estructura vegetal. La razón de acumulación de biomasa, biomasa/producción neta anual, representa la carga de tejido respirante que es soportada por unidad de productividad. Para una comunidad terrestre clímax o completamente madura, la respiración total de la comunidad iguala aproximadamente la producción primaria bruta. (Whittaker y Marks, op. cit.).

Esto queda expresado de la siguiente manera:

(PPB)

(PPN)

Producción Primaria Bruta = Producción Primaria Neta +
(Ra)

Respiración Autótrofos = PPN + Ra = Respiración He-
terótrofos + Respiración Autótrofos,

por lo tanto: Producción Primaria Neta = Respiración He-
terótrofos, esta última igualdad representa el hecho de
que la biomasa vegetal disponible que queda después de
la respiración de las plantas es utilizada íntegramente
por los distintos consumidores del ecosistema. En estas
condiciones, la producción neta del ecosistema es de
cero. Cuando la respiración total en el ecosistema es
menor que la producción primaria bruta ($R_h + R_a < PPB$)
el remanente que queda constituye la producción o asi-
milación neta del ecosistema, de acuerdo a lo anterior
esto queda expresado de la siguiente manera:

$PPB = PPN + R_a = R_h + R_a + PPNE$ (Producción Primaria
Neta del Ecosistema).

Los bosques jóvenes estudiados por Woodwell
y Whittaker (1968) y Whittaker y Woodwell (1969) (cit.
Whittaker y Marks, 1975) dieron razones de $PPNE/PPN$ de
0.45 y 0.23 y las razones de Respiración Total/PPB
fueron de 0.8 y 0.9 respectivamente. En tanto los

bosques maduren hasta el estado clímax estas razones deben aproximarse a 0.0 y 1.0 respectivamente, ya que la PPNE será de cero y la respiración total igual a la producción primaria bruta.

2.2. Factores limitantes de la Producción Primaria.

Un factor claramente limitante de la producción primaria es la cantidad de humedad. Lauenroth (1979) muestra de manera clara la relación existente entre la magnitud de la precipitación media anual y los valores de producción primaria aérea para un conjunto de 52 sitios de pastizal distribuidos en varias partes del mundo. En general, a una mayor precipitación media anual de un sitio le corresponde una mayor producción aérea. Las desviaciones de los puntos a lo largo de la recta de correlación indican que otros factores además de la precipitación son de importancia en la determinación de la producción primaria (nutrientes en el suelo, composición florística, temperatura, etc.).

Webb et al. (1978) encontraron que la producción primaria de sistemas bajo stress hídrico: desiertos calientes, praderas bajas y desiertos fríos, aumenta al incrementarse el agua disponible por encima de un nivel mínimo. Este requerimiento mínimo de agua se define como la cantidad de agua necesaria para sostener una producción primaria neta de 0.0. En este caso, las

plantas sólo llegarían al punto de compensación respiratorio. Detling (1979) ilustra los cambios en la máxima tasa neta de fotosíntesis alcanzada por Bouteloua gracilis en el sitio Pawnee en Colorado, U.S.A. Diez días después de la lluvia, la máxima tasa neta fotosintética diaria baja a menos del 25% de la tasa observada un día después. El potencial hídrico del suelo tiene un efecto directo sobre la magnitud de la máxima tasa fotosintética y el crecimiento de las hojas. Sobre este último proceso aparentemente, el efecto limitante de un potencial hídrico bajo en el suelo es más marcado. Las mayores razones raíz/tallo observadas en plantas sujetas a stress hídrico pueden resultar de una mayor proporción del fotosintato que es traslocado a los órganos subterráneos. Detling (op.cit.) concluye que para E. gracilis en condiciones de stress hídrico, la mayoría de la producción fotosintética estacional es traslocada a los órganos subterráneos. Al igual que la producción aérea, la actividad de crecimiento de las raíces se ha encontrado altamente correlacionada con los períodos húmedos, cuando el suelo en los 20 centímetros superiores estaba en o cerca de la capacidad de campo. En subsecuentes períodos secos de un 30 a un 60% de las raíces recientemente formadas murieron (Detling, op.cit.). Con respecto a la precipitación y su influencia en la magnitud de la producción primaria, no solamente importa

la cantidad total de lluvia que caiga sobre un sitio en un momento dado, sino también la distribución temporal de ésta. Cable (1975) estudió las relaciones entre la producción primaria y la precipitación en praderas del suroeste de los Estados Unidos y menciona que aunque la lluvia de verano constituye en ocasiones alrededor del 50% del total anual, el 90% de la producción herbácea ocurre durante este período. Esto hace pensar en la influencia de la temperatura o más bien de la interacción lluvia X temperatura en la magnitud de la producción primaria. Esto se ha encontrado en praderas dominadas por gramíneas perennes de estación calurosa.

Cable (op.cit.) reporta que, en general, la precipitación en invierno tuvo poca influencia en la producción de pastos durante el siguiente verano. Sin embargo, al tomar en cuenta la cantidad de lluvia registrada en el verano anterior corrigió considerablemente las correlaciones obtenidas utilizando solamente la lluvia registrada en la estación de crecimiento en la que se hicieron las estimaciones de producción. Esto se podría interpretar diciendo que los procesos fisiológicos que ocurren durante este período, como son el almacenamiento de carbohidratos y el alargamiento de las yemas, son importantes para el crecimiento de las plantas en el siguiente verano. También en cuanto a las plantas anuales, una

estación de crecimiento especialmente favorable o desfavorable podría influenciar la producción de semillas en dicha estación, producción que tendría influencia en la magnitud de las poblaciones que crecerán en la estación de crecimiento siguiente. No todos los tipos de precipitación tienen el mismo efecto en la magnitud de la producción primaria: las lluvias ligeras se pueden evaporar demasiado rápido para ser efectivas; grandes cantidades en intensas tormentas pueden escurrirse rápidamente, y el suelo que ya está a su capacidad de campo no puede almacenar agua adicional. Por último, Cable (op.cit.) menciona que la distribución de la lluvia en el corto período de crecimiento más activo también afecta la producción de pastos perennes, la producción aumenta si la lluvia cae durante un período de 3 semanas o más largo, y una precipitación similar que cae dentro de 14 días o menos produce una cantidad de forraje menor. Mientras más corto es el período de lluvias más grande es la disminución. Obviamente, todas estas consideraciones deben de tener distinta validez en cuanto a su extrapolación a otras condiciones, ya que factores edáficos y topográficos pueden hacer variar significativamente la cantidad de agua que quede disponible para las plantas. Cuando ésta es ampliamente disponible (durante los períodos de mayor precipitación) la cantidad de nitrógeno mineral en el suelo se vuelve fre-

cuentemente el factor limitante de la producción primaria. Dodd y Lauenroth (1979) estudiaron los efectos de tratamientos con nitrógeno, agua y combinaciones de éstos en la producción primaria de una pradera baja dominada por Bouteloua gracilis. Dadas las condiciones semiáridas del área de estudio (precipitación anual promedio de 312 mm) el agua resultó ser el factor limitante más importante para la producción primaria. Esta fue mayor en las parcelas tratadas con nitrógeno que en las no tratadas o control, pero menor que en las zonas irrigadas. El tratamiento agua más nitrógeno dió una producción mayor que la suma de los dos tratamientos individuales por separado.

Se conoce por una variedad de estudios que la cantidad de biomasa y/o la cobertura del estrato herbáceo están negativamente correlacionadas con el aumento en cobertura, área basal o densidad del estrato arbóreo (Ellison y Houston, 1958; Grelen, Whittaker y Lohrey, 1972; Buck, 1964; Jefferies, 1965; Moir, 1966; Siccama, Bormann y Lickens, 1970; Anderson, Loucks y Swain, 1969; Grelen y Enghardt, 1973; Clary, 1974; Zavitkovski, 1976). Este conocimiento se ha reflejado en las técnicas de manejo del hábitat cuando para incrementar la cantidad de biomasa herbácea se hacen aclareos en el estrato arbóreo o arbustivo (Hedrick et al., 1966; Bovey, Meyer y Morton, 1971). El efecto depresivo de la cobertura ar-

bórea sobre la producción y/o cobertura del estrato herbáceo, implica la interacción compleja de varios factores. Es difícil de conseguir la elucidación de las respectivas influencias de la cantidad o intensidad de luz, la calidad de ésta y la disponibilidad de humedad debajo de una densa cobertura arbórea (Anderson, Loucks y Swain, 1969).

Las especies dominantes en la comunidad modifican el ambiente del estrato herbáceo por la reducción de la radiación total, el cambio en la distribución espectral de la radiación y la intercepción de la precipitación. Anderson et al. (1969) mencionan que la vegetación herbácea se desarrolla pobremente bajo intensidades menores del 4% de la plena luz solar; y que si no son limitantes otros factores, la fotosíntesis es directamente proporcional a un incremento en la intensidad de la luz del 1 al 15%. En este trabajo se mencionan otros estudios, los cuales han mostrado que a bajas intensidades de luz el desarrollo de las hojas tiene lugar a expensas del desarrollo de las raíces. De esta manera las plantas asignan la mayor cantidad de energía hacia la obtención del recurso que les es más limitante.

El desarrollo del sotobosque se puede ver limitado por la reducción en la disponibilidad de humedad de dos maneras: primero, la cobertura arbórea y la hojarasca superficial interceptan precipitación, causando

una reducción en la cantidad total de precipitación que llega al suelo. Segundo, los miembros dominantes de la comunidad forestal compiten con el sotobosque por la humedad que penetra al suelo. La intercepción se puede definir como un proceso en el cual la precipitación es atrapada por la vegetación y redistribuida como goteo, flujo en el tallo y evaporación. A la cantidad total de precipitación que incide en un sitio se le llama precipitación bruta, mientras que la cantidad de lluvia que alcanza el piso forestal se denomina precipitación neta. Esta se compone de: goteo, flujo por el tallo y precipitación que penetra entre los espacios de la cobertura. Anderson et al. (1969) reportan que la correlación entre la intensidad de luz y la cobertura del estrato herbáceo es más débil que la existente entre la cantidad de lluvia que llega al suelo del bosque y la misma cobertura herbácea. Esto sugiere, como estos autores mencionan, que las especies del sotobosque posiblemente ya no muestran un incremento en cobertura como respuesta a una mayor cantidad de luz disponible, es decir, que la luz de hecho no les es limitante estando ya adaptadas para sobrevivir con esa intensidad luminosa (son plantas tolerantes a la sombra) y que el aumento observado en la relación cantidad de luz contra cobertura herbácea de hecho representa la correlación existente entre la mayor cantidad de lluvia que alcanza el suelo

en condiciones de una mayor intensidad luminosa y la cobertura del estrato herbáceo.

El efecto específico en la producción herbácea provocado por la competencia de las raíces, ha sido probado por Ellison y Houston (1958) en bosques de Populus tremuloides. Estos autores encontraron una mayor producción de Bromus carinatus en áreas debajo de los árboles en donde había sido eliminada la competencia producida por las demás plantas, que en las áreas testigo en donde no se hizo ninguna modificación. También hubo mayor producción de B. carinatus en áreas abiertas que en los sitios testigo debajo de los árboles. Moir (1966) estudió el crecimiento de Festuca idahoensis en comunidades de pinos. Este autor encuentra que tanto la cantidad de luz como el tipo de suelo (influenciado por la presencia de los pinos) afectan la cantidad de producción. Realizó experimentos variando la intensidad de luz o el tipo de suelo respectivamente y encontró que F. idahoensis se desarrollaba mejor bajo condiciones de mayor intensidad de luz cuando el suelo era el mismo en todos los tratamientos. También obtuvo una mayor producción en suelos provenientes de aberturas en la cobertura de los pinos que en suelos tomados de áreas con mayor densidad de éstos. Moir (op.cit.) probó que en esta comunidad, los individuos de Pinus ponderosa disminuyen significativamente la cantidad de nitratos en

el suelo, lo cual afecta la disponibilidad de este nutriente para las plantas del sotobosque.

Penfound (1964) comparó en una pradera de Oklahoma, la producción de diversas parcelas sujetas a denudación con otras inalteradas, encontrando una mayor producción en las muestras denudadas. Esto significa que el litter o mantillo que normalmente se acumula en el suelo tuvo un efecto depresivo sobre la producción de las especies en los sitios estudiados, probablemente a través de una disminución en la cantidad de luz que llega a las plantas en crecimiento. Mueggler (1971) estudió el efecto de la competencia sobre la producción total y la cantidad de tallos con flores en una pradera de montaña. Este autor eliminó la competencia provocada por las plantas vecinas al nivel de las raíces y al nivel de los tallos y hojas. Encontró que la producción de Agropyron spicatum se incrementó hasta 6 veces y el número de tallos con flor hasta 10 veces en las muestras en donde eliminó la competencia con respecto a las muestras control.

2.3. Efecto del Pastoreo en la Producción Aérea de las Comunidades Herbáceas.

El efecto del pastoreo en la producción aérea de la vegetación herbácea es el resultado de la acción de varios factores, entre los cuales se destacan los

siguientes: la intensidad de la carga animal que haya soportado el área, la estructura de la vegetación y la época en la cual se haya efectuado el pastoreo. Se sabe que el pastoreo disminuye la cantidad de material muerto presente en los pastizales (Launchbaugh, 1955; Sims, Singh y Lauenroth, 1978). El pisoteo de los animales determina que el material muerto en pie se incorpore al mantillo y éste al estar en íntimo contacto con el suelo se descompone más rápidamente que el material muerto reciente. Además, al fragmentarse el material se provoca un aumento en la relación superficie/volumen facilitándose el ataque de los organismos descomponedores y por lo tanto, se acelera la desaparición del material muerto. De esta manera, los pastizales sujetos a pastoreo poseen menos litter o mantillo que las áreas no utilizadas por el ganado.

La cantidad de mantillo que se acumula sobre la superficie del suelo tiene un efecto importante sobre la magnitud de la producción primaria. En la literatura se reportan efectos opuestos de este material muerto sobre el crecimiento de la vegetación herbácea. En varios estudios se reporta una disminución en la producción debida a la acumulación del mantillo derivado de pastos y hierbas (Tomanek y Albertson, 1957; Kucera y Ehrenreich, 1962; Penfound, 1964; Hulbert, 1969; Old, 1969). Este efecto depresivo del material muerto sobre la pro-

ducción, probablemente se debe a la intercepción de luz que se ejerce sobre las plantas en crecimiento. Sin embargo, Dix (1960) encontró que la acumulación de mantillo no retardó el crecimiento de la vegetación en pastizales de Dakota del Norte y observó ligeramente más producción en una zona que contenía 14,000 kilos de mantillo por Ha que en otra que sólo tenía 3,500 kilos por Ha. Estos resultados se contraponen a los obtenidos en praderas altas del medio oeste de los Estados Unidos, Dix propone que la menor estatura de la vegetación de las praderas estudiadas por él determina que la intercepción de luz por el mantillo sea menor y por esto, la acumulación de este material muerto no desfavorece el crecimiento de las plantas. Kelly y Walker (1976) probaron un efecto benéfico que tiene la capa de mantillo sobre el crecimiento de la vegetación herbácea, la tasa de infiltración del agua fue nueve veces más rápida en el suelo completamente cubierto de mantillo que en el suelo desnudo.

Tomanek y Albertson (1957) atribuyen un efecto estimulador del crecimiento al pastoreo moderado (se considera que un pastoreo moderado remueve hasta el 50% de la producción estacional, si el ganado remueve más del 75% de la producción de forraje el pastoreo se considera intenso). Sin embargo, cuando el pastoreo es intenso aparece un efecto degenerativo sobre la co-

cobertura vegetal, esta degradación se debe a que al removerse una cantidad tan grande de biomasa los pastos tienen que hacer uso de gran parte de sus reservas localizadas en las partes subterráneas de la planta, para poder sobrevivir durante el resto de la estación luego, al llegar la estación de crecimiento siguiente, las reservas que son utilizadas para el inicio del crecimiento son insuficientes para que se consiga un desarrollo vigoroso de las plantas y consecuentemente, ante la presión de factores ambientales limitantes, aumenta la mortalidad de los individuos (Trlica y Wayne Cook, 1972).

El efecto estimulador que sobre la producción ejerce el pastoreo moderado, se debe a la orina y excrementos de los animales que sirven como fuentes de nitrógeno a las plantas. Si esto ocurre al inicio de la estación de crecimiento, permitiéndose luego que la vegetación se desarrolle normalmente, es de esperarse que el nitrógeno fácilmente asimilable esparcido por el ganado sea utilizado por las plantas durante la estación de crecimiento aumentándose la producción. Sin embargo, al efecto benéfico que provoca el pisoteo por acelerar el reciclaje de nutrientes al incrementar la tasa de descomposición del mantillo, se le agrega el daño que ocasiona en los tejidos fotosintetizadores. Si el pastoreo se intensifica, además de aumentarse este último efecto, se provoca la compactación del suelo, disminu-

yendo su aireamiento y la tasa de infiltración del agua. Debido a que todos los factores antes mencionados pueden jugar un papel en la determinación de la producción primaria en las zonas sujetas a pastoreo, es lógico pensar que las combinaciones e interacciones específicas de los factores serán diferentes para cada sitio, ocasionando resultantes distintas que se puedan traducir en efectos netos depresivos o estimulantes de la producción primaria. En varios trabajos se han reportado efectos contrarios del pastoreo moderado sobre la producción primaria (Tomanek y Albertson, 1957; Pearson, 1965; Pearson y Whittaker, 1974; Kelly y Walker, 1976; Sims, Singh y Lauenroth, 1978). Sin embargo, el efecto degradante provocado por el pastoreo intensivo, sobre todo cuando se prolonga por más de una estación de crecimiento es un hecho bien establecido. Cuando esta sobreutilización se combina con periodos ocasionales de sequía, la degradación de la cubierta vegetal llega a ser dramática (Tomanek y Albertson, 1957).

2.4. Efectos del Pastoreo en la Composición Florística de las Comunidades Herbáceas.

El efecto del pastoreo en la composición florística de las comunidades herbáceas en parte se debe a los cambios estructurales y funcionales antes descritos, los cuales provocan la aparición de condiciones favorables para algunas especies y la baja en la habilidad

competitiva de otras. La disminución en la cantidad de mantillo provoca el aumento de la temperatura y una desecación más rápida de la superficie del suelo. A esto se debe el hecho de que en condiciones de pastoreo, frecuentemente haya un aumento en importancia de especies adaptadas a condiciones relativamente secas (Ode, Tieszen y Lerman, 1980).

El ganado, además, tiene un efecto directo sobre la composición florística al mostrar distinta preferencia en el consumo de las especies. Algunas de éstas pierden vitalidad al ser pastoreadas (especies decrecientes), otras especies, al ser menos palatables para el ganado, reciben una alteración más ligera, extendiéndose a expensas de las primeras (especies crecientes). Por último, transportadas por el ganado aparecen especies que antes no existían en la comunidad, estas plantas denominadas malezas se caracterizan por la elevada proporción de sus recursos asignada a la reproducción. En relación con estos cambios florísticos, Launchbaugh (1955), estudió el efecto del pastoreo en la vegetación de la pradera de San Antonio en Texas. Menciona que Andropogon scoparius, el cual constituía el 72.4% de la composición total en áreas no pastoreadas, llegó a desaparecer completamente bajo un pastoreo intenso y continuado. Otras especies que disminuyeron con el pastoreo fueron Bouteloua curtipendula, Andropogon

gerardi y Sorghastrum nutans. Especies crecientes o que se vieron favorecidas por el pastoreo fueron: Bouteloua rigidiseta, Stipa leucotricha, Sporobolus asper, Paspalum plicatulum y otras. Como invasoras encontró a Eragrostis intermedia, Paspalum ciliatifolium, Buchloe dactyloides y Sporobolus neglectus entre otras. No siempre una especie se comportará de la misma manera con respecto al pastoreo en los distintos sitios en donde se halle. Es decir, una especie que en un lugar determinado se ve favorecida por el pastoreo, en otro puede disminuir en importancia, según las especies que la acompañen en las asociaciones (las cuales pueden ser más o menos competitivas bajo circunstancias dadas) y las condiciones físicas del ambiente. Albertson, Tomanek y Riegel (1957) estudiaron los cambios florísticos y fisionómicos ocurridos en varios pastizales de las grandes planicies de los Estados Unidos. Estos cambios se asociaron con periodos de sequía y distintas intensidades de pastoreo. En un sitio de Kansas encontraron que Bouteloua gracilis y Sporobolus cryptandrus aumentaron en importancia bajo la presión del pastoreo. S. cryptandrus pasó del 0.3% de la composición total en los sitios no pastoreados al 11.1% bajo un pastoreo intenso. Bouteloua curtipendula un pasto de tamaño medio, el cual constituía el 8.7% de la composición total en condiciones de no perturbación desapareció por completo bajo un pastoreo intenso. En con-

traste con estos resultados, en un sitio más al sur que el anterior B. gracilis pasó de un 91.3% de la composición total al 36.8% bajo un pastoreo intenso y en cambio, Buchloe dactyloides aumentó en las mismas condiciones del 3.2 al 55.7%.

En general, en los distintos sitios estudiados por estos autores, a medida que aumentaba la presión de pastoreo los pastos altos y medios (Andropogon gerardi, A. scoparius, Agropyron smithii, Panicum virgatum, Sorghastrum nutans, Stipa spartea, Bouteloua curtipendula) disminuyeron en importancia, en cambio los pastos cortos, se vieron favorecidos, sobre todo Buchloe dactyloides y Bouteloua gracilis. Las hierbas anuales y malezas también tuvieron importantes aumentos bajo condiciones de pastoreo; entre éstas encontraron a Salsola kali, Sphaeralcea coccinea, Cirsium ochrocentrum, Haplopappus spinulosus, Chenopodium album y otras. Algunas especies de hierbas y malezas se hicieron especialmente abundantes bajo el sobrepastoreo combinado con períodos de sequía, esto sucedió con plantas como Liatris punctata, Aster ericoides, Verbena stricta, Helianthus annuus, Gutierrezia dracunculoides y Chenopodium album. El crecimiento de estas especies también se vió favorecido por la invasión de polvo proveniente de los campos de cultivo. Por último, estos autores subrayan la importancia que tiene evitar el sobrepastoreo, ya que durante los períodos de sequía los sitios

sobreutilizados sufren una gran destrucción de la cubierta vegetal, lo cual impide una rápida recuperación durante los periodos húmedos. Mencionan que frecuentemente se requieren 20 años o más de sucesión para recuperar la vegetación original de un sitio destruido por el sobrepastoreo y la sequía, en cambio, bajo un manejo adecuado, la cubierta original se puede reestablecer en cinco años o menos después de una severa sequía.

2.5. El Problema de la Estimación de la Producción Primaria Aérea en Comunidades Herbáceas.

La producción primaria que se asigna a los órganos subterráneos de las plantas es de suma importancia ya que de ella depende el suministro de agua y nutrientes, en condiciones de escasa humedad este desarrollo radical constituye un elemento crítico. Sin embargo, la estimación de esta biomasa subterránea presenta problemas especiales que no serán tratados en el presente trabajo. Debido a esto, las referencias que en lo posterior se hagan acerca de la producción neta, se referirán solamente a la productividad neta aérea.

A lo largo de toda la estación de crecimiento las plantas se ven sujetas a la influencia de factores ambientales que limitan de alguna manera su desenvolvimiento. Cuando el agua y los nutrientes se encuentran en o cerca de las cantidades máximas disponibles características del ecosistema, las poblaciones aumentan su

densidad considerablemente ocasionando que las interferencias debidas a la competencia se agudicen, algunos individuos se ven incapacitados de captar una cantidad suficiente de recursos para sostener un balance energético positivo y consecuentemente mueren. Durante los períodos en los cuales la disponibilidad de los nutrientes es limitada, y las condiciones ambientales se encuentran lejos del óptimo para el crecimiento (sequía, baja temperatura) la capacidad fotosintética de las plantas se ve reducida a un mínimo. En tanto las condiciones del medio se acercan más a esta situación, la mortalidad de las plantas se incrementa. De esta manera, prácticamente desde el inicio hasta la terminación de la estación de crecimiento, los procesos de producción o asimilación neta y de mortalidad corren paralelos.

El material muerto que comenzó a aparecer desde el inicio de la etapa de crecimiento intenso se ve sujeto a la acción del consumo por los necrófagos y los descomponedores del sistema, de esta manera, el material muerto producido durante la estación de crecimiento sale del compartimento y es transferido al nivel energético de sus consumidores. La dinámica continua de estos procesos ocasiona los problemas más importantes que hay que resolver cuando se quiere obtener una estimación de la producción primaria neta.

En la literatura se encuentra una amplia variedad de técnicas que se utilizan para la estimación de la productividad primaria aérea. La productividad primaria bruta sólo puede conocerse por medio de la medición del intercambio gaseoso que ocurre a través de los órganos fotosintetizadores de las plantas. Cuando se quiere conocer la productividad neta el problema consiste en obtener una estimación lo más aproximada posible del incremento total de biomasa ocurrido en un cierto período de tiempo en un área determinada, tomando en cuenta que en las comunidades vegetales la asimilación neta y la mortalidad pueden ocurrir simultáneamente.

Cuando se considera al valor anual máximo de cosecha en pie como estimación de la producción primaria neta de un sitio, debe tenerse en cuenta que por un lado, hubo mortalidad y descomposición de las plantas durante la estación de crecimiento que se consideró, y por otro, pudo existir cierta cantidad de litter o mantillo heredada de años anteriores. Esto último se puede corregir restando del valor pico de cosecha en pie el valor mínimo obtenido (que corresponde al período invernal o de menor producción en el área). También se debe considerar a la producción que ocurre después de alcanzado el pico de cosecha en pie, aunque en sitios con variaciones estacionales muy marcadas esta producción puede ser baja y no cambiar significativamente los resultados.

Cuando la estación de crecimiento es larga, las especies frecuentemente alcanzan el máximo de producción en tiempos lo suficientemente distantes para que la máxima cosecha en pie de la comunidad se aleje todavía más del valor de producción total. Singh, Lauenroth y Steinhorst (1975) hacen un análisis de varios métodos que se han utilizado para la estimación de la producción primaria neta aérea. Los métodos analizados por estos autores únicamente consideran los valores máximos y los incrementos en los distintos compartimentos del material cosechado (vivo, muerto reciente, muerto viejo y mantillo).

Cuando se toma el valor máximo de cosecha en pie verde, o a la suma de estos máximos por especie como estimación de la producción neta, debe tenerse en cuenta que el material que murió durante la estación de crecimiento no será incluido en los resultados, por tanto, la estimación obtenida deberá considerarse como mínima. Singh y Yadava (1974) propusieron una corrección para tomar en cuenta esta mortalidad. El método consiste en sumar los incrementos positivos ocurridos en la biomasa o material verde a lo largo de la estación de crecimiento, y cuando el material muerto reciente se incremente positivamente en el mismo período que lo haga el material vivo, este incremento tomarlo como estimación de la mortalidad ocurrida en el período. Aparte de que la

separación entre el material muerto reciente y el viejo no siempre es clara, este método supone que no hubo descomposición del material muerto reciente durante el período, esto es difícil de aceptar, ya que los períodos favorables para el crecimiento, lo son también para los procesos de descomposición (períodos de abundante humedad y de temperatura relativamente elevada). Con este método tendrían que hacerse muestreos muy precisos (para poder detectar incrementos reales en los compartimentos involucrados) y a intervalos cortos de tiempo (para minimizar la descomposición del material muerto que haya ocurrido durante el período), esto supone una cantidad grande de trabajo tanto para muestrear como para procesar el material cosechado cosa que no siempre es posible.

Wiegert y Evans (1964) propusieron un método que toma en cuenta la ocurrencia simultánea de los procesos de crecimiento, mortalidad y descomposición durante los períodos de muestreo. Los parámetros básicos que manejan son las cosechas en pie viva y muerta al principio y al final del período de muestreo y la tasa de descomposición del material muerto. Este método se basa en lo siguiente: el crecimiento en un período dado se estima por la suma del cambio en el material vivo más la mortalidad de éste que haya ocurrido en el período. Un cambio negativo en la cantidad de material

verde equivaldría exactamente a la mortalidad ocurrida y de esta manera, la producción neta sería de cero. Un cambio positivo en la cantidad de biomasa se suma a la mortalidad habida durante el período y se obtiene así el crecimiento total. La mortalidad se estima como la suma del cambio en el material muerto ocurrido en el período considerado, más la descomposición que haya tenido lugar. De esta manera, las entradas totales al compartimento de material muerto (mortalidad) se obtienen mediante la suma del cambio neto registrado (positivo o negativo) más las salidas del compartimento que haya ocurrido en ese tiempo (descomposición). En caso de que se haya obtenido un cambio negativo en la cantidad de material muerto, éste se explicará completamente por la cantidad de material muerto que desapareció por descomposición. En este caso la mortalidad será de cero. Si el cambio en el material muerto es positivo, las entradas totales al sistema se obtienen sumando las salidas al cambio neto observado. Para obtener la tasa de descomposición del material muerto, Wiegert y Evans (1964) proponen lo siguiente:

Se delimitan grupos de dos muestras vecinas en las cuales se supone se cumple lo siguiente: la cantidad y la composición específica del material muerto son iguales en las dos áreas y dado esto y el hecho de estar una al lado de la otra, las tasas de descomposición

del material muerto son iguales en las dos muestras pareadas. Delimitadas las muestras pareadas se prosigue a lo siguiente: se remueve el material vivo de las dos muestras pareadas cortándolo selectivamente, se elige al azar una de las dos muestras, en donde se recoge el material muerto, se seca y se pesa, obteniéndose así en un tiempo inicial (t_0) un peso inicial (W_0), después de un período de tiempo se recoge el material muerto de la segunda muestra pareada, se seca y se pesa, obteniéndose un peso final (W_1). En caso de que haya ocurrido recrecimiento, éste se remueve de la segunda muestra pareada. Asumiendo que el proceso de desaparición del mantillo se describe por una función exponencial, la tasa de descomposición (r) se calcula entonces como sigue:

$$r = \frac{\ln (W_0/W_1)}{t_1 - t_0}$$

esta tasa se expresa en g/g/día. El material vivo al inicio del período se remueve con el objeto de que no haya incrementos por mortalidad en la cantidad de necromasa de la segunda muestra. Aunque Wiegert y Evans (1964) no reportan haber tenido problemas debido a la variabilidad de las muestras, en un trabajo posterior Wiegert y Mc. Ginnis (1975) sí reconocen que el error de muestreo en esta técnica puede ser grande. Lomnicki, Bandola y Jankowska (1968) propusieron una modificación del método de Wiegert y Evans,

en la cual la mortalidad se estima directamente sin necesidad de tener que conocer la tasa de descomposición del material muerto, ni la cantidad de éste. El crecimiento se estima igual que en el método anterior, sumando el cambio de la cosecha en pie viva y la mortalidad. Esta técnica se basa en la suposición de que la remoción del material muerto en un área no afecta la mortalidad del material verde en la misma. Dado que en un individuo de pasto perenne se encuentra tanto partes vivas como muertas, es dudoso que la remoción de estas últimas no afecte la mortalidad de las partes vivas, ya que la perturbación causada al individuo es drástica. Existe un método alternativo para obtener tasas de descomposición, consistente en la utilización de bolsas de malla. Por esta técnica se tiene la ventaja de que las condiciones experimentales se controlan mucho mejor, reduciéndose considerablemente el error de muestreo. Sin embargo, se ha encontrado en diferentes trabajos que las tasas de descomposición medidas utilizando bolsas de malla son inferiores a las que se obtienen por la técnica de las muestras pareadas (Wiegert y Evans, 1964; Wallentinus, 1973; Wiegert y Mc.Ginnis, 1975). Esto indica que por alguna razón que no se ha aclarado todavía el proceso de descomposición pierde intensidad en las bolsas de malla. Probablemente esto se debe a la exclusión (parcial o total) de algunos elementos de la macrofauna del suelo y de ciertos invertebrados: milípedos, isópodos y larvas de algunos otros

insectos. Estos animales desempeñan un papel en el proceso de descomposición ya que fragmentan el material facilitando la acción de hongos y bacterias. También al alimentarse del mantillo esparcen con sus heces fecales material más fácilmente susceptible de ser posteriormente degradado.

Un enfoque diferente y poco utilizado como estimación de la productividad neta, es la medida del recrecimiento ocurrido en áreas permanentes cortadas a ciertos intervalos de tiempo.

Strugnell y Pigott (1978), emplearon esta técnica para estimar la producción aérea en pastizales de Uganda; cortaron mensualmente la vegetación en sitios permanentes a dos alturas diferentes (5 y 20 cm) y midieron la cantidad de recrecimiento ocurrida entre un corte y otro. La cantidad de recrecimiento obtenida fue significativamente superior para el tratamiento de corte hasta 5 cm. La producción estimada por estos autores está dentro del rango de valores reportados en otros estudios para habitats similares. (Singh y Yadava, 1974, Kelly y Walker, 1976, Lauenroth, 1979). La objeción más importante a este método es la perturbación que provoca el corte en los procesos fisiológicos normales de las plantas. El crecimiento medido puede diferir de la producción estimada bajo condiciones de no perturbación. Por otra parte, sólo las gramineas perennes parecen tener la capacidad de regeneración

que se necesita para hacer posible la aplicación de este método, por lo que en asociaciones de plantas anuales su validez parece dudosa. Sin embargo, la sencillez de este método hace atractiva su utilización, y la importancia que tiene el obtener un método sencillo y preciso para estimar la productividad aérea, hace que se justifique profundizar en la validez de esta metodología y en su relación con otras medidas de productividad comúnmente usadas, relación que de existir podría darle valor como medición indirecta de la producción primaria.

III. OBJETIVOS.

Los principales objetivos del presente trabajo son:

1. Conocer las variaciones estacionales de la cosecha aérea total (viva, muerta y mantillo) del estrato herbáceo.

2. Estimar la productividad primaria neta aérea y comparar varios métodos de cosecha propuestos para tal efecto:

- a) Considerando el máximo valor de la cosecha verde o biomasa.
- b) Sumando los incrementos positivos en la biomasa a lo largo de la estación.
- c) Sumando los incrementos positivos en la biomasa a lo largo de la estación, más correcciones por mortalidad.

- d) Por la diferencia entre los valores máximo y mínimo de cosecha total.
- e) Por el recrecimiento ocurrido en sitios permanentes cortados a intervalos regulares de tiempo.

3. Comparar la producción herbácea en áreas de bosque y de pastizal, analizando el efecto de factores edáficos, topográficos y de densidad del estrato arbóreo.

4. Comparar la composición florística de los sitios tomando en cuenta la carga por pastoreo que han recibido.

IV. CARACTERISTICAS AMBIENTALES DE LA ZONA DE TRABAJO.

4.1. Situación Geográfica.

La Reserva de la Biosfera "La Michilfa" se localiza en la porción sureste del Estado de Durango en las estribaciones de la Sierra Madre Occidental y pertenece al Municipio de Súchil. Está situada entre los paralelos 23°30' y 23°25' de latitud norte y los 104°21' y 104°15' de longitud oeste, siendo atravesada por el Trópico de Cáncer. Se encuentra a 145 Km al sureste de la ciudad de Durango. Al noreste de la Reserva, a 35 Km, se encuentra la ciudad de Vicente Guerrero y 8 Km al oeste el Mezquitil.

La Reserva de "La Michilfa" tiene una extensión de 42,000 Ha y se ha ordenado en las siguientes zonas:

a) Núcleo o Zona de Reserva Integral. Está constituida por el Cerro Blanco, cuya extensión es de 7,000 Ha.

b) Zona de Amortiguación. Está formada por el Rancho "De la Peña", parte del Rancho "El Temascal" y el ejido de San Juan de Michis.

c) Zona de Investigación Aplicada. Abarca el Valle de Poanas (Vicente Guerrero).

4.2. Clima.

Para la zona de estudio únicamente se cuenta con datos climatológicos desde septiembre de 1980, por lo que las características del clima sólo pueden inferirse con base en esta información limitada y en la existente para las estaciones más cercanas que son Chalchihuites en el Estado de Zacatecas y Mezquital en Durango. Ambas estaciones se encuentran a una altitud inferior a la de la Reserva teniendo por lo tanto una temperatura media mayor. Los datos disponibles para La Michilía indican una temperatura media anual de 11.9°C. Dado que el régimen térmico es en general poco variable, posiblemente el promedio a largo plazo no se aleje mucho de este valor. Sin embargo, la precipitación puede mostrar importantes variaciones interanuales por lo que los datos que se tienen para "La Michilía", son poco significativos. La precipitación en las estaciones cercanas antes mencionadas fluctúa entre

los 500 y los 550 mm anuales (Fig. 1). En la zona de estudio de septiembre de 1980 a agosto de 1981 cayeron 888.3 mm de precipitación. Considerando una precipitación total para los años más húmedos de alrededor de 900 mm, se puede suponer que el promedio anual en el largo plazo fluctúe entre 650 y 700 mm. 1980 fué un año de escasas lluvias las cuales comenzaron a caer en la segunda quincena de julio, de acuerdo con la información disponible es muy probable que en ese año la precipitación total haya sido de 450 a 500 mm.

Las características antes mencionadas colocan a la zona de estudio dentro del tipo de climas CW, estando en el grupo más seco de los templados subhúmedos con lluvias en verano (García, 1964). En éste la precipitación en el mes más húmedo es diez veces mayor que la del mes más seco del año y el porcentaje promedio de lluvias invernales es menor del 5% del total anual. La oscilación de las temperaturas medias mensuales es en el año relativamente grande (alrededor de 8 a 10°C).

Aproximadamente el 90% de la precipitación total se concentra en los meses de junio, julio, agosto y septiembre. La precipitación invernal cae por lo general en los meses de enero y febrero en forma de lluvias ligeras y nevadas ocasionales. Las primeras heladas se registran por lo general en octubre, pero las temperaturas mínimas diarias por debajo de cero se hacen frecuentes hasta el mes

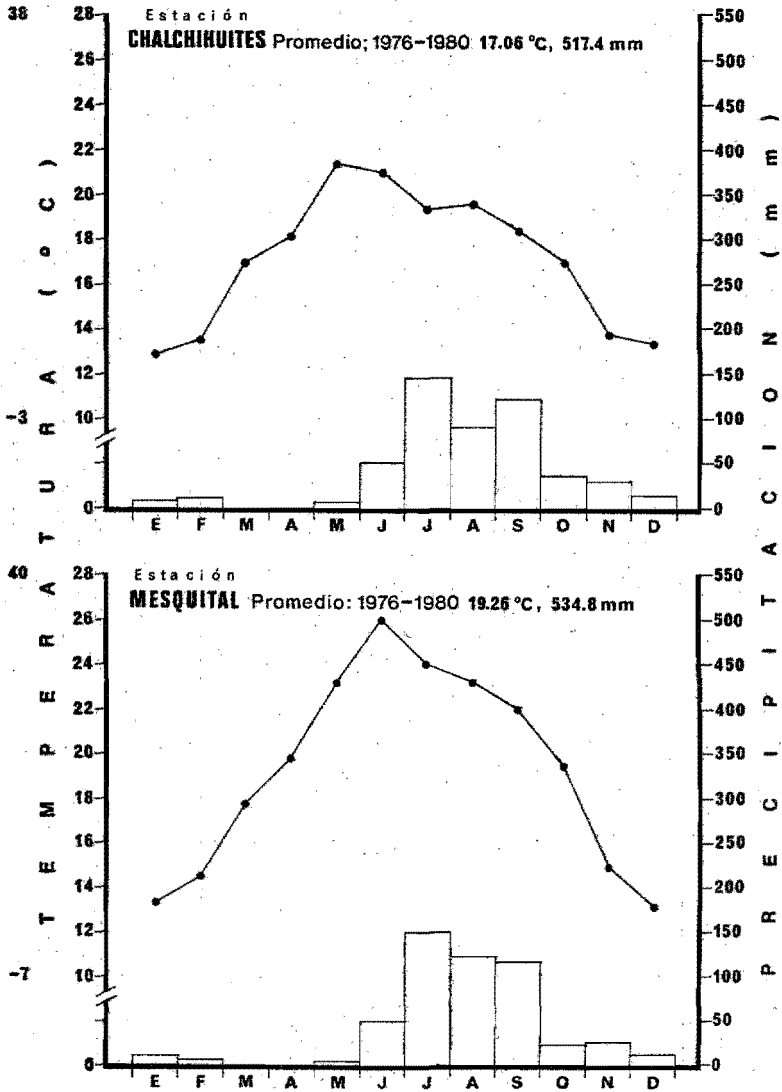


FIGURA 1. CLIMOGRAMAS DE LAS ESTACIONES METEOROLÓGICAS DE CHALCHIHUITES (ZACATECAS) Y MESQUITAL (DURANGO).

de noviembre continuando así hasta marzo. No se dispone de datos sobre insolación pero probablemente los meses de menor nubosidad comprenden de octubre a diciembre y de marzo a mayo. En resumen, puede decirse que las condiciones climáticas presentan marcadas variaciones estacionales, las cuales establecen una época de abundante humedad de junio a septiembre y otra seca de octubre a mayo, interrumpida por un período de escasa humedad y bajas temperaturas de diciembre a febrero.

4.3. Fisiografía.

Los límites convencionales de la región están dados por dos cordones montañosos que presentan dirección casi paralela de Norte a Sur y que son: al sureste la Sierra de Uruca, la cual divide a los Estados de Durango y Zacatecas, y al noroeste la Sierra de Michis. Ambas sierras se derivan de la Sierra Madre Occidental, limitando éstas un altiplano (Martínez y Saldívar, 1978). La Sierra Madre Occidental es el más largo y continuo de los sistemas montañosos de México. Corre más o menos paralelo a la costa del Pacífico desde un poco más al sur de la frontera con Estados Unidos hasta la altura de Nayarit y Jalisco, donde converge con el Eje Volcánico Transversal. En muchos sitios su anchura es de más de 200 km y está surcada por numerosas barrancas profundas que excavaron los ríos que fluyen hacia el Pacífico. Sus altitudes más pronunciadas pasan ligeramente de 3,000 m

el nivel promedio de las partes altas varía entre 2,000 y 2,500 m.s.n.m. La Sierra separa la Planicie Costera Noroccidental del Altiplano Mexicano (Rzedowski, 1978). La Sierra de Michis y la Sierra de Urica se derivan de la Sierra Madre Occidental. En la Sierra de Michis se levanta el Cerro Blanco en donde se localiza la zona núcleo de la Reserva. Esta Sierra se extiende en la parte sur del Municipio Nombre de Dios, limitado al este por la Sierra de Urica y al Oeste por la Sierra Madre. La Sierra de Urica se levanta formando un contrafuerte en el reborde oriental de la Sierra de Michis. Esta posee elevaciones hasta de 2,850 m.s.n.m. y la elevación máxima de la Sierra de Urica es el Cerro del Purgatorio con aproximadamente 2,950 m.s.n.m. Como componentes de la Sierra Madre Occidental ambas sierras presentan laderas muy abruptas y depresiones de gran profundidad. Poseen el aspecto de cordones montañosos muy próximos una a otro con elevadas cimas paralelas, separadas entre sí por profundos cañones, éstos se han originado por la acción erosiva sobre rocas recientes (Martínez y Saldívar, op.cit.)

Entre las sierras mencionadas que delimitan a "La Michilfa" existe una profunda depresión irregular con elevaciones interiores que constituyen o forman parte del "Altiplano de la Reserva". Este se encuentra a una altura promedio de 2,250 m.s.n.m.

4.4. Geología.

El Cenozoico se caracterizó en general por una intensa actividad orogénica, volcánica y epeirogénica y al mismo tiempo se dejaron sentir en forma muy notable procesos de erosión y de sedimentación. El vulcanismo alcanzó su primera cúspide a mediados del Terciario (Oligoceno-Mioceno) cuando abarcó toda el área de la Sierra Madre Occidental, grandes porciones de La Altiplanicie, al igual que partes de Baja California y del sur de México. El segundo período de actividad volcánica intensa en el Plioceno y el Pleistoceno involucró el extremo noroeste del país. La Sierra Madre Occidental se originó merced a esta actividad magmática que derramó extraordinarias cantidades de lava (Rzedowski, 1978). La Sierra Madre Occidental en el área que comprende "La Michilfa" y todas las serranías que se desprenden de ella, están formadas por rocas ígneas extrusivas terciarias: riolitas, andesitas y basaltos. El altiplano de la Reserva está constituido por rocas sedimentarias (Carta Geológica, DETENAL 1973).

Las rocas riolíticas son características del Cerro Blanco, las zonas basálticas se pueden observar al Oeste del Rancho "De la Peña", y en otras partes cercanas dentro de la zona de amortiguación de la Reserva.

4.5. Suelo.

En la Reserva predominan los suelos derivados de cenizas volcánicas y de Ando debido a que la roca madre es de origen reciente (Gallina, Maury y Serrano, 1977). Los suelos que se encuentran en mayor proporción son los lito-soles, éstos se caracterizan por ser suelos jóvenes de regiones montañosas cuyos perfiles presentan únicamente los horizontes A - C y el material parental endurecido. Su fase es de tipo lítico, es decir, que el horizonte A descansa directamente sobre la roca madre, la cual se encuentra entre 25 y 50 cm de profundidad (Martínez y Saldívar, op.cit.).

4.6. Descripción de las Areas de Estudio.

Los sitios donde se realizaron los muestreos se localizan en potreros pertenecientes a dos ranchos vecinos. Los potreros son "Mesa Larga" dentro del Rancho "De la Peña", "El Olvido" en el Rancho "El Temascal" y un tercer potrero dentro de este último y vecino a "Mesa Larga". Todos los sitios se encuentran dentro de la zona de amortiguación de la Reserva de "La Michilfa" y se hayan a una altitud de 2,500 a 2,600 m.s.n.m.

4.6.1 El Olvido.

Tiene una extensión de aproximadamente 600 Ha y presenta en su mayor parte una topografía plana o de pendientes moderadas. Presenta suelos derivados de riolitas, basaltos o de carácter residual, éste último es de color gris

rojizo o amarillento, de textura arcillosa o arenoso-arcillosa y moderadamente profundo. Sobre este suelo se desarrolla una vegetación de pastizal. Los suelos derivados de riolitas y basaltos son litosoles de color café rojizo, café o rojo oscuro y presentan una textura arenosa o arenosa-limosa.

La naturaleza del material parental determina que los suelos sean ácidos. En estas áreas de suelo somero, arenoso y bien drenado se desarrolla un bosque abierto en donde son abundantes en el estrato arbóreo las especies siguientes: Pinus engelmanni, P. chihuahuana, Juniperus deppeana, Quercus sp., Q. praeco, Q. sideroxyla y Q. chihuahuensis, en menor proporción se encuentran individuos de Arctostaphylos aff. lucida. Es notoria la relativa abundancia de individuos jóvenes de casi todas estas especies. El estrato arbustivo está poco desarrollado, restringiéndose prácticamente a la presencia de individuos de Q. microphylla en algunos sitios abiertos. En las zonas de bosque el estrato herbáceo es diverso y son importantes las especies siguientes: Muhlenbergia rigida, M. montana, Piptochaetium fimbriatum, Panicum bulbosum, Andropogon hirtiflorus, Aristida schiedeana, Stevia serrata y Bidens triplinervia. En las áreas de pastizal son importantes Muhlenbergia rigida, A. divaricata, A. arizonica, M. minutissima, M. flaviseta, Lycurus phleoides, Setaria geniculata, Bouteloua gracilis, Eryngium cymosum, Trifolium amabile, Verbesina hypomalaca, Perymenium buptalmoides y Tagetes lucida.

4.6.2 Mesa Larga.

Tiene una superficie de aproximadamente 400 Ha. Su topografía es irregular presentando pendientes de moderadas a pronunciadas (más del 40%).

Los suelos son litosoles derivados de riolitas o de basaltos, su textura es arenosa o arenoso limosa, son de color café rojizo (claro u oscuro) y de pH ácido. El estrato arbóreo es más denso que en "El Olvido" y son abundantes las siguientes especies: Quercus sp., Q. rugosa, Q. chihuahuensis, Q. praeco y Q. sideroxyla, son menos importantes Pinus chihuahuana, P. engelmanni, Q. potosina, Juniperus deppeana y Arctostaphylos aff lucida. El estrato arbustivo está más desarrollado que en "El Olvido" y está representando principalmente por Arctostaphylos pungens.

En las áreas boscosas el estrato herbáceo es menos diverso que en "El Olvido" y son importantes las siguientes especies: Muhlenbergia rigida, Aristida schiedeana, Cacalia pachyphylla, Cologania obovata y Piptochaetium fimbriatum. En las áreas de pastizal son abundantes las siguientes especies: Muhlenbergia rigida, M. minutissima, Bouteloua gracilis, Microchloa kunthii, Lycurus phleoides, Stevia serrata y Trifolium amabile, son de menor importancia: Sporobolus poiretti, Aristida schiedeana, A. divaricata, A. arizonica, A. barbata, Ipomoea exinia, I. costellata, Plantago argyrea, Galinsoga quadriradiata y Geranium mexicanum.

4.6.3. Area No Pastoreada.

En esta zona de muestreo vecina a Mesa Larga

el área abierta está dominada por Muhlenbergia rigida y son de menor importancia: Aristida arizonica, A. schiedeana, M. montana, Andropogon hirtiflorus y Geranium mexicanum. En el área boscosa el estrato herbáceo está dominado por M. rigida y M. montana siendo menos abundantes: Piptochaetium fimbriatum, M. lindheimeri, A. schiedeana, Donnellsmithia biennis, Trifolium amabile y Stevia serrata. En el estrato arbóreo se encuentran las siguientes especies: Q. sideroxyla, Q. praeco, Q. chihuahuensis, Quercus sp., Arctostaphylos aff lucida, Pinus chihuahuana, Juniperus deppeana y en menor proporción Pinus engelmanni.

V. METODOS.

5.1. Ubicación de los Sitios de Muestreo.

Dado que uno de los objetivos del trabajo fue la comparación de la producción herbácea bajo diferentes condiciones de hábitat, se consideraron los siguientes criterios en la ubicación de los sitios de muestreo.

- a) Abarcar zonas tanto en bosque como en pastizal.
- b) Elección de áreas que estuvieran sujetas a distintas intensidades de pastoreo.
- c) Elección de áreas boscosas con distintas condiciones topográficas.

Las tres zonas de muestreo descritas en el punto anterior, difieren en cuanto a la carga por pastoreo que

han recibido.

El potrero "Mesa Larga" ha sido pastoreado por el ganado vacuno de manera más o menos regular por lo menos durante los últimos cinco años. Este potrero junto con otros seis abarcan una superficie de 4,500 Ha. y sustentan anualmente de 100 a 150 animales. El pastoreo en ocasiones ha sido moderadamente intenso y en otras temporadas ha sido más ligero de acuerdo con el sistema de rotación que se ha aplicado.

A diferencia de "Mesa Larga" en "El Olvido", la presión de pastoreo ha sido irregular y de poca intensidad. En los dos potreros el pastoreo se puede presentar en cualquier tiempo entre junio y noviembre.

La tercera zona de muestreo fue elegida por no presentar ningún signo de haber sido pastoreada, o al menos si ha llegado a soportar alguna carga por ganado ésta no ha sido apreciable.

En septiembre de 1979 se definieron 8 sitios de muestreo, 4 de los cuales se localizaron en "El Olvido" y 4 en "Mesa Larga", en cada potrero se ubicaron 2 sitios en bosque y 2 en pastizal; en mayo de 1980 se añadieron 2 sitios más, uno en bosque y otro en pastizal. Estos se localizaron en el potrero vecino a "Mesa Larga" en dos áreas no alteradas por el ganado. De esta manera, se muestrearon en total 5 sitios en bosque y 5 en pastizal.

En los 10 sitios estudiados, de septiembre de 1979 a enero de 1981), (período abarcado por los muestreos), ocurrieron diferentes patrones de pastoreo. Estos fueron los siguientes en orden decreciente de intensidad:

a) 1 unidad animal (454 kg) por 5 Ha en julio de 1980 en "Mesa Larga". Esta utilización se presentó en 4 sitios, 2 en bosque y 2 en pastizal. El pastoreo fue más intenso en las áreas abiertas, por lo que los sitios de pastizal recibieron en realidad una carga animal mayor.

b) 1 unidad animal por 12 Ha de julio a noviembre de 1979, en los 4 sitios de "Mesa Larga". También el pastoreo fue más intenso en las áreas abiertas.

c) 1 unidad animal por 18 Ha de agosto a octubre de 1980. Este pastoreo ocurrió en los 4 sitios de "El Olvido", 2 en bosque y 2 en pastizal, en estos últimos el pastoreo fue más intenso.

d) Pastoreo nulo o casi nulo, en 2 sitios, uno en bosque y otro en pastizal en el potrero vecino a "Mesa Larga". Todos los sitios estuvieron sujetos a la utilización por los herbívoros silvestres, principalmente de conejos Sylvilagus sp. y venados Odocoileus virginianus.

Tres de los cinco transectos en bosque (6, 8 y 10) se ubicaron en terreno plano y los otros dos (1 y 2) en terreno con pendiente. En el transecto 1 la inclinación es más o

menos constante, teniendo una pendiente de aproximadamente el 30%. Su exposición es al sureste. En el transecto 2 la inclinación primero es ligera (14%), luego se vuelve pronunciada (39%) para disminuir después y terminar con pendiente considerable (51%). La exposición es hacia el este. En los 5 transectos de pastizal el terreno es prácticamente plano.

Con respecto a las condiciones edáficas de los sitios de muestreo, inicialmente no se hizo ninguna hipótesis específica relativa a la influencia del factor suelo en la producción primaria herbácea. Debido a esto, el trabajo en este sentido fue más bien exploratorio y la ubicación de los sitios de estudio se hizo sin ninguna restricción con respecto al tipo de suelo que presentaron. De cualquier manera, se hizo un reconocimiento de varias características edáficas de los sitios muestreados, con la posibilidad de encontrar luego factores causales en la relación suelo-producción primaria.

5.2. Muestreos de Cosecha Herbácea.

5.2.1 Muestreos Preliminares.

Con el objeto de estimar la variabilidad de la cosecha herbácea (viva más muerta en pie), en septiembre de 1979 se hicieron muestreos siguiendo la técnica propuesta por Pechanec y Pickford (1937). En esta técnica se identifican en el campo unidades de peso fresco de 5 ó 10 gr.

(por medio de un dinamómetro portátil) con las cuales se realizan estimaciones de la cosecha en pie. Dado que no es posible evitar cierto sesgo en las estimaciones ($\pm 10 - 20\%$ de la media), aún después de un tiempo de haber practicado, se utilizó un factor de corrección el cual multiplicado por las estimaciones corrige los valores obtenidos de acuerdo a la desviación predominante y convierte las estimaciones de peso fresco a peso seco. Para obtener este factor, una cierta fracción de las muestras estimadas es cortada y posteriormente se obtiene el peso seco de las mismas. El factor de corrección que se obtiene es entonces el siguiente (P. Ffolliott comunicación personal):

$$F = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{(\text{peso seco})_i}{(\text{peso estimado})_i}}{n}$$

donde n = número de muestras estimadas y pesadas. Además, al obtenerse de inmediato el peso fresco de las muestras cortadas se van controlando los errores de estimación.

Este factor se basa en la suposición de que los pesos frescos se relacionan linealmente con los pesos secos. En ocasiones la presencia de plantas con elevado contenido de agua hace que algunos puntos se alejen de la relación. Sin embargo, las correlaciones peso fresco contra peso seco siempre fueron muy altas, por lo que el error ocasionado por lo anterior es despreciable.

En septiembre de 1979 se tomaron 80 muestras de 1 metro cuadrado utilizando un marco metálico circular, esta forma minimiza posibles efectos de borde y se ha encontrado que presenta una varianza menor que otras formas de muestra, aunque esto depende de los patrones de distribución de la vegetación (Van Dyne, Vogel y Fisser, 1963). Las 80 muestras se distribuyeron en los 8 transectos antes mencionados. Estos tuvieron 400 m de largo y en ellos se ubicaron sistemáticamente 10 puntos fijos de muestreo de 1 m², uno cada 40 metros. En cada transecto, en dos de los 10 puntos de muestreo, se cortó al nivel del suelo la cosecha herbácea en pie. El material fue puesto en bolsas de papel para luego introducirlas en una estufa a 90°C hasta observarse un peso constante. Con estas muestras estimadas y cortadas se obtuvo el factor de corrección antes mencionado. Las 16 áreas se volvieron a cortar en los posteriores muestreos para así obtener el recrecimiento ocurrido en cada una de ellas.

Tomando en cuenta la importancia de la mortalidad en las estimaciones de producción, se consideró conveniente la aplicación del método propuesto por Wiegert y Evans (1964). En marzo de 1980 se estimaron y cortaron (colectando además el mantillo presente) 84 muestras de 1/3 de metro cuadrado ubicadas sistemáticamente a los lados de los 8 transectos ya establecidos. Las áreas de corte tuvieron la forma de una sección triangular de círculo. Además, en

los 8 transectos se estimaron 64 muestras de 1 m². Para cada transecto se determinó un factor de corrección.

De las 84 muestras, 51 se tomaron en los transectos de bosque y 33 en los transectos de pastizal. Se hizo así dada la mayor variabilidad de las muestras en bosque.

5.2.2. Diseño Definitivo de Muestreo.

Con base en los resultados obtenidos de los muestreos preliminares se definió el diseño final de muestreo. De acuerdo con los resultados de septiembre, las estimaciones en bosque tuvieron un error del 21.09% y las de pastizal del 22.21% de la media. Estas estimaciones del error se hicieron de acuerdo a la fórmula siguiente:

$$D = \frac{t_{0.05} S}{\sqrt{n} \bar{X}}$$

donde: D = error estimado, como fracción de la media muestral.

$t_{0.05}$ = valor de t para una probabilidad de 0.05 (o de 95%).

S = desviación estándar de la muestra.

n = número de muestras tomadas (en este caso 40)

\bar{X} = media muestral

Esta fórmula se obtiene de los límites de confianza de la media muestral, suponiendo normalidad en la distribución de frecuencias de la población de medias muestrales (Snedecor y Cochran, 1967).

Con los datos de marzo de 1980 y aplicando la misma fórmula anterior se tiene un error del 18.99% de la media en bosque y del 16.49% en pastizal. En los subsecuentes muestreos (mayo, agosto, octubre y enero) se decidió tomar 67 muestras tanto en bosque como en pastizal, con 42 estimaciones visuales de 1 metro cuadrado y 25 muestras cosechadas de 1/3 de metro cuadrado.

De esta manera, en bosque quedó la siguiente distribución de muestras:

Cuatro transectos con ocho estimaciones de 1 metro cuadrado (estos sitios fueron localizados desde septiembre de 1979) más otro transecto de 400 m, ubicado en mayo de 1980, con 10 estimaciones de 1 metro cuadrado. Total: 42 estimaciones de un metro cuadrado, más 5 cosechas de 1/3 de metro cuadrado en cada uno de los 5 sitios anteriores.

El muestreo en pastizal quedó de la siguiente manera: cuatro transectos de 400 m cada uno con ocho estimaciones de 1 m² (ubicados en septiembre de 1979). Más otro transecto ubicado en mayo de 1980 con 10 estimaciones de 1 m².¹

¹ Estas últimas fueron colocadas cada 10 metros a lo largo de un transecto de 100 metros debido al tamaño restringido del área.

Total: 42 estimaciones de 1 m^2 más 5 cosechas de $1/3$ de m^2 en cada uno de los 5 transectos anteriores. El transecto en pastizal y el de bosque añadidos en mayo de 1980 fueron importantes, ya que se encontraban en lugares prácticamente no alterados por el ganado y sirvieron como patrones de comparación con respecto a los demás sitios.

El Cuadro 1 resume la disposición de los sitios, tipos y unidades de muestreo utilizados en mayo, agosto, octubre de 1980 y enero de 1981. (El muestreo de marzo de 1980 quedó descrito anteriormente).

De acuerdo a los resultados de cosecha total (viva, muerta en pie más mantillo) del muestreo de marzo, con 67 muestras tanto en bosque como en pastizal, se obtendría un error del 21.22% de la media en bosque y del 16.11% en pastizal, la magnitud de estos errores probablemente disminuiría en subsecuentes muestreos conforme el promedio aumentara en épocas de mayor producción.

En las estimaciones y cosechas realizadas a lo largo del estudio (marzo de 1980 a enero de 1981) se tomaron los siguientes datos:

- a) Estimación de la cosecha total (viva, muerta en pie y mantillo) de hierbas y pastos.
- b) Estimación de la proporción ocupada por cada una de las especies en la cosecha total.

Número y Tipo de Unidades de Muestreo	BOSQUE					PASTIZAL				
	1 ^a	2 ^a	6 ^b	8 ^b	10 ^c	3 ^a	4 ^a	5 ^b	7 ^b	9 ^c
84 Estimaciones Visuales en Áreas Permanentes de 1 m ² .	8	8	8	8	10	8	8	8	8	10
50 Estimaciones Visuales y Cosechas de 1/3 de m ² .	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
16 Cortes para Recrecimiento en Áreas Permanentes de 1 m ² .	2	2	2	2	-	2	2	2	2	-

Cuadro 1. Disposición de los Tipos y Unidades de Muestreo Utilizados en Mayo, Agosto, Octubre de 1980 y Enero de 1981.

a = Transectos ubicados en "Mesa Larga"

b = Transectos ubicados en "El Olvido"

c = Transectos no afectados por el ganado ubicados en el potrero vecino a "Mesa Larga"

- c) Estimación del porcentaje de utilización de la vegetación por los herbívoros. Para este objeto se siguió el método de estimación visual propuesto por Schmutz (1978).¹

Posteriormente, en todas las determinaciones de $1/3$ de m^2 se cortó la vegetación herbácea hasta el nivel del suelo recogiendo todo el mantillo presente en la muestra (incluyendo la hojarasca de los árboles, en el caso de los sitios de bosque) Todo se guardó en bolsas de papel.

Concluido el trabajo de campo las muestras fueron procesadas de la siguiente manera:

- a) Se separó la hojarasca proveniente de los árboles.
- b) El material herbáceo restante se separó en material verde (o vivo al momento del corte) y material muerto.

Las muestras ya separadas en estas fracciones y dentro de bolsas de papel, se secaron en un horno a $90^{\circ}C$ aproximadamente, hasta alcanzarse un peso constante. Con los pesos secos y estimados de las muestras cosechadas se obtuvo para cada transecto el factor de corrección mencionado

¹ Esta técnica se basa en guías fotográficas las cuales presentan a individuos de diversas especies y formas de crecimiento con diferentes grados de remoción de la cosecha aérea. Para cada especie la serie fotográfica presenta al individuo intacto (0% utilización) y a la planta cortada a diferentes niveles, representando una gama completa de porcentajes de utilización: 10, 30, 50, 70 y 90%.

anteriormente. Para todas las muestras se tenían valores de porcentajes o proporciones de la cosecha total para cada especie. Para obtener un valor estimado de peso seco por especie, la proporción específica fue multiplicada por lo siguiente (Pechanec y Pickford, 1937, P. Ffolliott, comunicación personal).

$$\begin{array}{l} \text{COSECHA TOTAL} \\ \text{POR ESPECIE} \\ \text{(g/peso seco/m}^2\text{)} \end{array} = \frac{\begin{array}{l} \text{Proporción de la} \\ \text{Especie en el} \\ \text{Total (\%/100)} \end{array} \times \begin{array}{l} \text{Peso Estimado} \\ \text{de la Muestra} \end{array} \times \text{Factor de corrección}}{1 - (\% \text{ de utilización}/100)}$$

Para la aplicación del método propuesto por Wiegert y Evans (1964) se necesitan conocer las cosechas verde y muerta de la vegetación al inicio y al final del período para el cual se va a hacer la estimación de producción. Para obtener valores de material seco y verde para las estimaciones de 1 metro cuadrado de los transectos, se obtuvo de las 5 muestras cortadas en cada uno de éstos el promedio de los porcentajes ocupados por el material verde en las cosechas totales. Estos promedios se multiplicaron por las estimaciones de cosecha total obteniéndose así valores de cosecha verde y seca para las muestras de 1 metro cuadrado. Este procedimiento resta variabilidad a los datos, sin embargo, se consideró adecuado, ya que los porcentajes del material verde en los totales cosechados fueron poco variables. Cuando se obtuvieron las razones del error estándar como un porcentaje de las medias, para los datos de agosto, octubre y enero, sólo en

una ocasión este porcentaje alcanzó el 20% (Cuadro 2). En mayo los porcentajes promedio de material verde fueron muy bajos (del 2.14 al 7.65% del total) debido a ésto, sólo en esta fecha las razones del error estándar al promedio fueron elevadas (del 11.54 al 51.91%). Sin embargo, en términos absolutos, la variabilidad perdida en los datos fue poca. De esta manera, para obtener las cosechas estimadas de material verde y seco en las muestras de 1 m², primero se obtenía la cosecha total estimada en gramos de peso seco por metro cuadrado:

$$\text{COSECHA TOTAL} \begin{matrix} \text{(g/peso seco/m}^2\text{)} \end{matrix} = \frac{\text{Peso Estimado} \begin{matrix} \text{de la Muestra} \end{matrix} \times \text{Factor de Corrección} \begin{matrix} \text{del Transecto} \end{matrix}}{1 - (\% \text{ de utilización}/100)}$$

luego se multiplicó esta cosecha total por el % correspondiente:

$$\text{COSECHA VERDE TOTAL} \begin{matrix} \text{(g/peso seco/m}^2\text{)} \end{matrix} = \text{COSECHA TOTAL} \times \begin{matrix} \% \text{ Promedio de Material} \\ \text{(Verde en el Transecto}/100) \end{matrix}$$

$$\text{COSECHA SECA TOTAL} \begin{matrix} \text{(g/peso seco/m}^2\text{)} \end{matrix} = \text{COSECHA TOTAL} - \text{COSECHA VERDE TOTAL}$$

Para estimar la tasa de descomposición del material muerto se aplicó la técnica de las muestras pareadas (Wiegert y Evans, 1964), descrita anteriormente. La ubicación de las muestras no fue al azar para tratar de minimizar el error ocasionado por las discrepancias en la cantidad de material muerto y composición florística entre las dos muestras vecinas.

TRANSECTOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10										
MARZO 1980	15.4	38.0	13.3	24.1	23.2	17.9	23.1	28.3	10.3	18.4	18.8	18.7	9.2	19.8	14.8	15.2	-	-	-	-
MAYO 1980	6.5	34.6	7.6	46.9	2.14	25.2	6.5	51.2	3.2	25.2	3.6	32.7	3.8	11.5	2.3	47.9	3.6	17.0	7.1	25.3
AGOSTO 1980	67.9	9.7	67.4	2.5	86.2	3.3	82.8	6.6	44.2	16.4	41.7	13.7	72.6	5.9	65.3	17.6	21.5	19.9	40.6	13.9
OCTUBRE 1980	62.9	9.3	79.0	7.2	79.3	5.9	91.2	2.7	75.7	11.2	72.8	11.0	81.5	8.2	75.0	8.9	47.3	10.05	54.7	8.95
ENERO 1981	34.9	10.9	36.2	10.4	29.0	3.9	28.5	12.9	15.9	10.9	19.4	6.6	21.02	20.9	20.0	15.4	21.7	14.3	23.1	5.06

56

$$|x \frac{\sum \frac{(x - \bar{x})^2}{n}}{\bar{x}} \times 100 \frac{(\%) }{x}$$

CUADRO 2. Porcentajes Promedio de Material Verde \bar{x} (%) en las Muestras Cosechadas y Magnitud Relativa del Error Estándar de la Estimación.

$$\frac{S_x (\%) }{\bar{x} (\%)} \times 100$$

En marzo de 1980 se ubicaron 8 pares de muestras. Las áreas vecinas median $1/2$ metro cuadrado cada una. Se localizaron 4 pares de muestras en cada uno de los 2 pastizales estudiados (en El Olvido y Mesa Larga). Para el período mayo-agosto se estimó el peso final (W_1) de material muerto por medio de 8 muestras de $1/2 \text{ m}^2$ distribuidas en áreas cercanas a donde se tomaron las muestras de mayo (W_0). Esto se hizo así debido a que se presumió despreciable la cantidad de material muerto que se añadiría por la mortalidad del material verde, ya que éste era mínimo al inicio del período (fines de mayo). En agosto de 1980 se ubicaron nuevamente 8 pares de muestras vecinas siguiendo el procedimiento ya descrito. Debido a que los resultados de descomposición para el período marzo-mayo mostraron considerable variabilidad, en los períodos subsecuentes se probó un método alternativo para estimar la descomposición del material muerto. Este método consistió en lo siguiente: Se colectó material muerto en el campo, al cual se le quitó el exceso de tierra y polvo y se secó en una estufa a aproximadamente 90°C hasta alcanzarse un peso constante. De este mantillo se pesaron cantidades de entre 50 a 55 gramos, este material se colocó directamente sobre el suelo en áreas cercanas a donde habían sido colectadas previamente. Antes de poner el mantillo sobre el suelo, éste fue limpiado de todo el material muerto presente. Para evitar pérdidas por el viento o el pisoteo de los animales, se colocó una cubierta de malla metálica de aproximadamente 2 mm de abertura, la cual fue

fijada al suelo por medio de varillas. La cantidad puesta dentro de las protecciones al comienzo del período se utilizó como equivalente de la cantidad W_0 en la técnica de Wiegert y Evans (1964), el mantillo que se recogía un tiempo después se hizo equivalente al peso final (W_1). En mayo, agosto y octubre de 1980 se colocaron 4 muestras en las dos zonas de pastizal estudiadas, obteniéndose tasas de descomposición para los períodos mayo-agosto, agosto-octubre y octubre-enero.

Con los datos de cosecha, estimaciones y resultados de descomposición se obtuvieron los parámetros necesarios para la estimación del crecimiento del estrato herbáceo según Wiegert y Evans (1964):

- 1) t_i = un intervalo de tiempo (en días).
- 2) $a_i - 1$ = cosecha total de material muerto al principio del período.
- 3) a_i = cosecha total de material muerto al final del período.
- 4) $b_i - 1$ = cosecha en pie de material verde al principio.
- 5) b_i = cosecha en pie de material verde al final.
- 6) r_i = tasa instantánea diaria de descomposición del material muerto durante el intervalo.

$$r_i = \frac{\ln (W_0/W_1)}{t_i}$$

donde:

W_0 = material muerto en la primera muestra pareada al principio del período.

W_1 = material muerto en la segunda muestra pareada al final del período.

t_i = intervalo de tiempo en días.

7) x_i = cantidad de material muerto que desaparece durante el intervalo de tiempo.

$$x_i = \frac{(a_i + a_{i-1})}{2} \cdot (r_i t_i)$$

Los cambios en las cosechas totales de los materiales verde y muerto respectivamente son:

$$\Delta b_i = b_i - b_{i-1}$$

$$\Delta a_i = a_i - a_{i-1}$$

ya que Δa_i es el cambio neto en la cantidad de material muerto en el campo durante el período, si a Δa_i se le suma x_i que es la cantidad de material muerto que desaparece durante el intervalo de tiempo, se obtiene la cantidad total de material muerto añadida durante el período, es decir, la mortalidad del material verde (simbolizada por d_i) por tanto:

$$8) d_i = x_i + \Delta a_i$$

esta ecuación debe ser siempre ≥ 0 , ya que aún cuando Δa_i sea negativo (por una disminución en la cantidad de material muerto durante el período ocasionada por descomposición intensa) la magnitud de esta disminución nunca podrá exceder a la cantidad de material muerto desaparecida o descompuesta durante el intervalo de tiempo. Por tanto, en caso de que se obtengan valores negativos para d_i esto se deberá al error del muestreo y/o a una subestimación de la tasa de descomposición del material muerto, y por lo tanto de x_i .

La producción o crecimiento durante el período está dada por:

$$9) \quad y_i = \Delta b_i + d_i$$

Lógicamente este valor debe ser siempre ≥ 0 . La producción neta es igual a cero cuando la disminución en la cantidad de material verde, es equivalente a la mortalidad habida en el período. Cuando ocurre una disminución significativa en la cantidad de material verde durante un período, al pasarse de una época húmeda a otra seca, la magnitud de la producción neta (si es que ocurrió alguna) seguramente es mínima. Este pequeño valor de producción neta, se encuentra por debajo del poder de resolución de las técnicas que emplean datos de cosecha. Debido a esto, de acuerdo a este método, cuando se obtuvieron valores negativos para Δb_i la magnitud de la producción neta fue considerada como cero. Igualmente en los casos para los que se obtuvieron

valores negativos de mortalidad, ésta se consideró como cero. En este caso también, la mínima mortalidad que hubo ocurrido, se encontró fuera del poder de resolución de la técnica empleada.

Además del anterior, se consideraron los siguientes métodos para la estimación de la producción herbácea:

- a) Considerando el máximo valor de material verde o biomasa observado en los muestreos.
- b) Considerando la suma de los incrementos positivos en la biomasa.
- c) Por la diferencia entre los valores máximo y mínimo de cosecha total observados a lo largo de la estación.
- d) Por la cantidad de recrecimiento ocurrida en 16 sitios permanentes de 1 m², cortados al nivel del suelo a intervalos regulares de tiempo.

5.3. Análisis Estadístico de los Datos.

Para cada conjunto de datos tanto de cosecha verde como muerta se hizo un análisis de varianza de dos vías con replicación (Sokal y Rohlf, 1969), se tomaron en cuenta los resultados de mayo de 1980 a enero de 1981. Las pruebas de significación se hicieron siguiendo el modelo II de ANOVA (Sokal y Rohlf, op. cit.).

Las diferencias entre promedios se consideraron significativas cuando los límites de confianza para una

probabilidad de 0.05 no mostraban solapamiento (Snedecor y Cochran, 1967). A menos de que se especifique, cuando se haga referencia a la significancia de algún resultado, ésta corresponde al nivel de probabilidad de 0.05.

5.4. Muestreo del Suelo en los Sitios Estudiados y Estimaciones de Densidad Total de Arboles en los Sitios de Bosque.

Para obtener mayor conocimiento de las características de los sitios en donde se hicieron las estimaciones de producción herbácea, en enero de 1980 se colectaron muestras de suelo en las áreas estudiadas. Los pozos se excavaron cerca de las áreas fijas de muestreo de los transectos para las cuales se obtuvieron los valores mínimo, medio y máximo de cosecha en pie en septiembre de 1979. Se excavaron 24 pozos y se tomaron muestras cada 20 cm de profundidad hasta los 80 cm, o menos si se llegaba a la roca madre. Se analizaron las siguientes características físicas y químicas del suelo:

- a) Color: Se utilizaron las tablas de Munsell, tanto para suelo seco como húmedo.
- b) Textura: Se determinó por el método del hidrómetro de Bouyoucos.
- c) pH: Se utilizó una dilución 1:2.5 con agua destilada hervida. Para obtener la acidez cambiante se utilizó KCl 1 normal pH 7. Se

utilizó un potenciómetro Beckman-Zeromatic con electrodos de vidrio y calomel.

- d) Porcentaje de Materia Orgánica: Se determinó por el método de Walkley y Black.
- e) Capacidad de Intercambio Catiónico Total: Se utilizó el método de centrifugación, el cual consiste en saturar el complejo de intercambio con cloruro de calcio 1.0 N a pH 7, eluir con etanol al 96% y posteriormente sustituir los cationes de Ca^{++} por Na^{+} utilizando una solución de cloruro de sodio 1N a pH 7. El extracto final se tituló por el método del versenato.

Por otro lado con el objeto de estimar la densidad total de árboles en los 5 sitios de bosque estudiados, en enero de 1981 se realizaron muestreos siguiendo el método del punto centrado en el cuadrante (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Se tomaron 20 puntos por transecto y se ubicaron cada 20 metros a lo largo de los 5 transectos de bosque, 10 de los puntos coincidieron con las 10 áreas fijas utilizadas para el muestreo de la cosecha herbácea, los otros 10 puntos se tomaron entre una área fija y la siguiente. En los muestreos se consideraron todos los individuos con un diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP) de 2 o más centímetros o que alcanzaban una altura de aproximadamente 1.5 metros. Debido a la abundancia de los individuos con DAP menor de 10 cm, en cada punto se tomaron por separado las cuatro distancias

a los individuos más cercanos para las dos categorías de tamaño (con DAP mayor o menor de 10 cm).

VI. RESULTADOS Y DISCUSION.

6.1 Variaciones Temporales y por Sitios de la Cosecha Herbácea.

Para los dos compartimentos (material vivo y muerto) los resultados del análisis de varianza indican la existencia de efectos significativos debido a los sitios (transectos), a las fechas y a la interacción sitios x fechas (Cuadro 3).

Las diferencias significativas entre promedios específicos para transectos y fechas se discuten más adelante.

La significancia de la interacción transectos x fechas, tanto para la cosecha verde como para la muerta, significa que la estacionalidad o los cambios en el tiempo no siguen el mismo curso en los distintos sitios. Las magnitudes de las variaciones relativas en las cosechas verde y muerta no son iguales para los distintos transectos a lo largo del tiempo. Para el caso de la cosecha verde la significancia de la interacción seguramente se debe a que de agosto a octubre el aumento de la cosecha verde fue muy importante en algunos sitios (transectos 3, 4 y 9) en tanto que en otros fue pequeño (transectos 7 y 8). Como se discutirá más adelante este distinto comportamiento se debe a que en agosto algunas especies casi alcanzaron el máximo

FUENTE DE VARIACION	G.L.	SUMA DE CUADRADOS	VARIANZA	F	F PARA P= 0.01
SUBGRUPOS	39	2168960	55614.3		
FECHAS	3	174325.1	58108.4	8.8 ⁺⁺	4.7
TRANSECTOS	9	1816976.6	201886.2	30.7 ⁺⁺	3.3
INTERACCION (T.*E)	27	177658.2	6579.9	4.9 ⁺⁺	1.79
ERROR	480	649448.4	1353.0		
TOTAL	519				

TABLA DE ANOVA PARA EL MATERIAL MUERTO

SUBGRUPOS	39	798986.3	20486.8		
FECHAS	3	393022.8	131007.6	19.3 ⁺⁺	4.7
TRANSECTOS	9	222403.2	24711.5	3.6 ⁺⁺	3.3
INTERACCION (T.*E)	27	183560.2	6798.5	15.01 ⁺⁺	1.79
ERROR	480	217471.5	453.1		
TOTAL	519				

TABLA DE ANOVA PARA EL MATERIAL VIVO

CUADRO 3. Resultados de los Análisis de Varianza para las Cosechas Viva y Muerta.

valor de biomasa, en tanto otras aumentaron considerablemente de agosto a octubre.

La significancia de la interacción transectos x fechas en el caso de la cosecha muerta parece relacionarse como en el caso de la biomasa, con la diferente magnitud de los cambios en la cosecha para los distintos sitios a lo largo del tiempo.

Además, la dirección de estas variaciones no siempre fue en el mismo sentido. De agosto a octubre algunos transectos aumentaron en material muerto en tanto que otros disminuyeron. Algunos sitios (transectos 6, 8, 9 y 10) muestran relativamente una menor variación estacional de la cosecha muerta (Cuadro 4).

Como se dijo anteriormente, tanto para el material muerto como para el vivo, los efectos debidos a fechas y tratamientos fueron significativos ($P < 0.01$), sin embargo, en el caso de la cosecha viva, el valor de F fue mucho mayor para la variación ocasionada por las fechas que para la variación ocasionada por los transectos, debido a esto, para probar si el efecto temporal fue significativamente mayor que el efecto espacial, la varianza ocasionada por las fechas fue dividida por la varianza ocasionada por los sitios, el nuevo valor de F (5.26) es significativo para una probabilidad de 0.05. Esto quiere decir, que la biomasa herbácea en las áreas estudiadas varía más por efecto de las variaciones en el tiempo (las cuales son básicamente

MATERIAL MUERTO (g peso seco/m²)

	MARZO	MAYO	AGOSTO	OCTUBRE	ENERO	PROMEDIO ESTACIONAL
1	19.02 ± 4.96	15.29 ± 8.06	4.91 ± 1.19	10.45 ± 2.42	7.898 ± 2.37	11.51
2	23.17 ± 8.88	20.13 ± 11.98	7.87 ± 2.37	5.76 ± 1.97	14.79 ± 5.03	14.34
3	47.96 ± 22.15	45.12 ± 8.56	5.178 ± 1.18	27.436 ± 16.25	66.47 ± 36.26	38.43
4	49.60 ± 13.38	41.54 ± 12.55	7.54 ± 2.02	8.989 ± 1.971	67.47 ± 14.11	35.02
5	92.69 ± 28.57	120.38 ± 43.23	69.81 ± 23.27	26.14 ± 12.15	73.27 ± 24.68	76.468
6	45.46 ± 19.11	61.10 ± 35.95	50.0 ± 22.94	20.93 ± 9.50	49.98 ± 23.29	45.494
7	106.55 ± 25.63	143.55 ± 42.03	43.20 ± 13.57	30.14 ± 15.31	102.03 ± 18.78	86.69
8	35.25 ± 10.84	71.88 ± 43.95	19.73 ± 13.53	14.30 ± 8.49	34.617 ± 15.48	35.15
9	-	269.63 ± 30.77	238.97 ± 27.32	202.42 ± 27.63	182.95 ± 27.78	223.49
10	-	89.67 ± 31.55	52.43 ± 19.53	53.73 ± 17.01	73.607 ± 28.30	67.369

CUADRO 4. Promedios de Necromasa por Transecto para las Fechas Indicadas, y Promedio Estacional. (± Intervalo de Confianza al 95% de Probabilidad).

variaciones de precipitación y temperatura) que por efecto de las variaciones espaciales o de hábitat.

En contraste con lo anterior, para el caso de la cosecha de material muerto, la varianza obtenida por efecto de los transectos fue mayor que la obtenida por efecto del tiempo. La varianza mayor fue dividida entre la menor obteniéndose una F de 3.49 la cual no fue significativa ($P > 0.05$). De aquí se infiere que la cantidad de material muerto varió más por causa del sitio que se considere que por los cambios en las condiciones climáticas, sin embargo, no se puede descartar al azar como causa de esta diferencia en los efectos.

6.2. Cosecha Viva.

Las gráficas de cosecha viva a lo largo del tiempo (Figs. 2 a 11) muestran patrones de cambio bastante constantes para los distintos transectos. En todos los sitios mayo y octubre son los meses para los que se observan los valores mínimos y máximo de biomasa respectivamente. Esto muestra clara relación con los periodos de sequía y precipitación, ya que la temporada más seca en "La Michilía" abarca de febrero a junio en tanto que los meses de mayor precipitación son agosto y septiembre. De marzo a mayo se observaron disminuciones significativas en la cantidad de biomasa para dos transectos en pastizal (3 y 4) y tres en bosque (1, 6 y 8), en los demás sitios también se obtuvieron

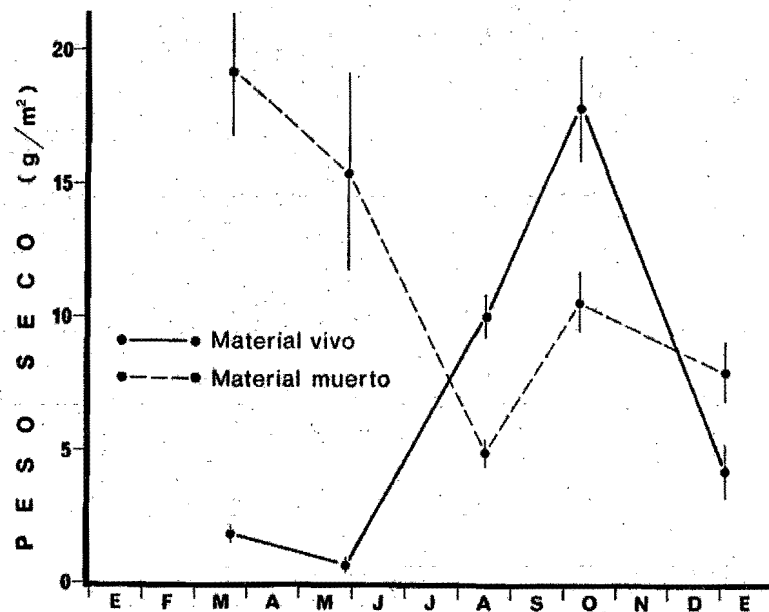


FIGURA 2. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 1 (SITIO DE BOSQUE). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

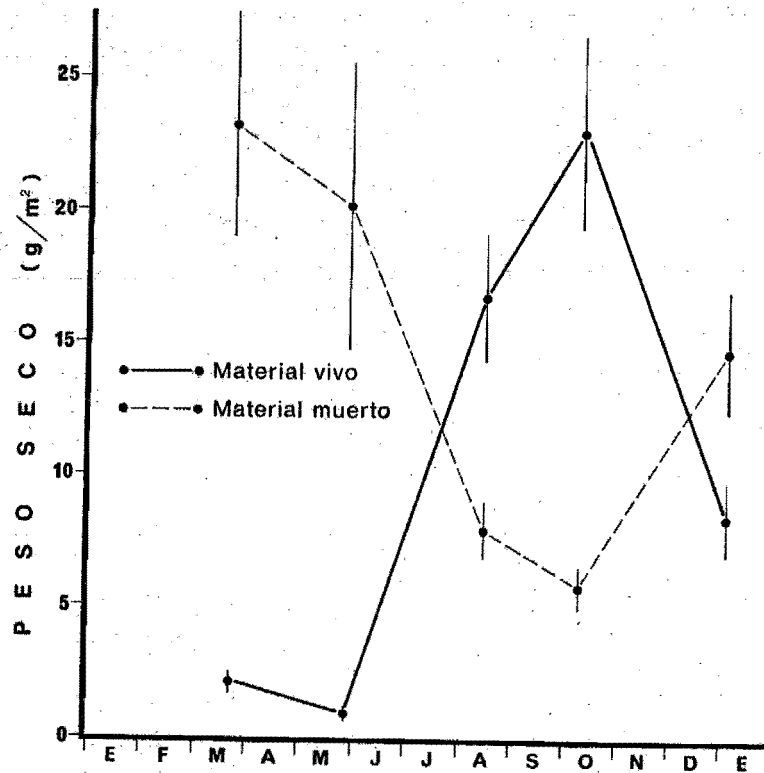


FIGURA 3. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 2 (SITIO DE BOSQUE). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

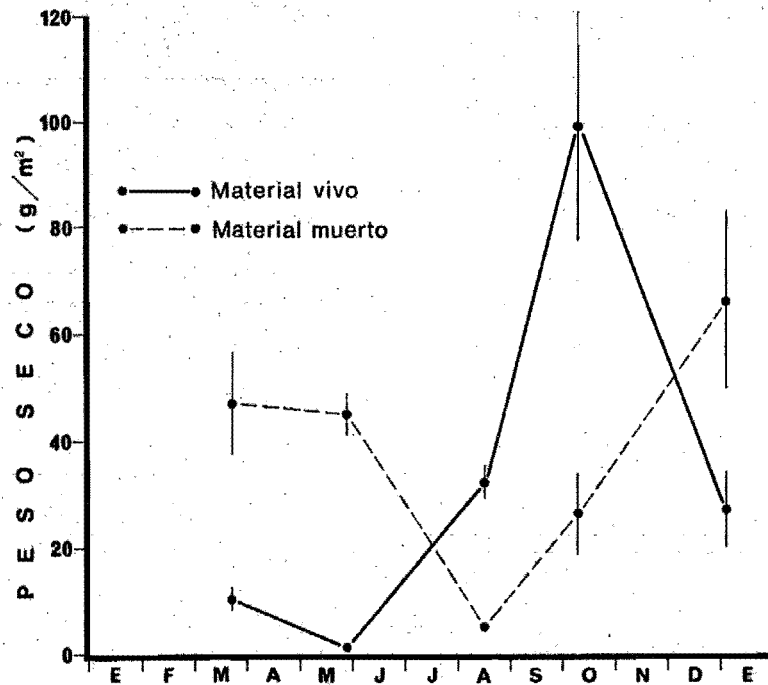


FIGURA 4. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 3 (SITIO DE PASTIZAL). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

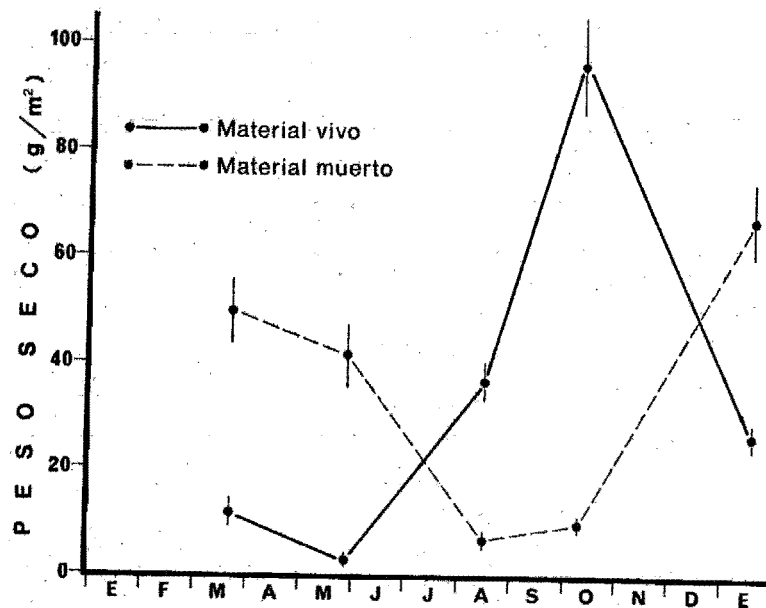


FIGURA 5. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 4 (SITIO DE PASTIZAL). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

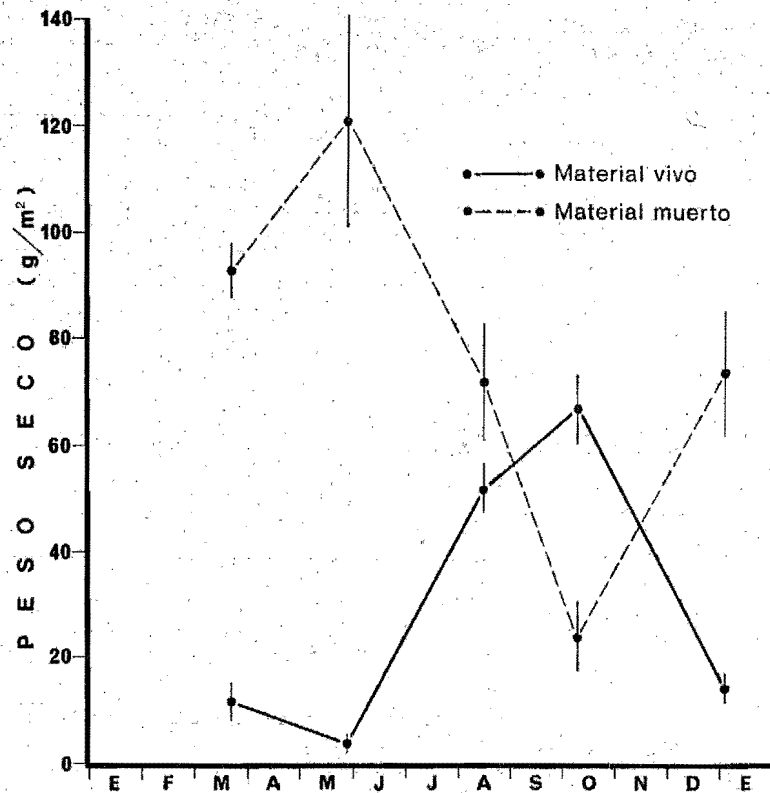


FIGURA 6. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 5 (SITIO DE PASTIZAL). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

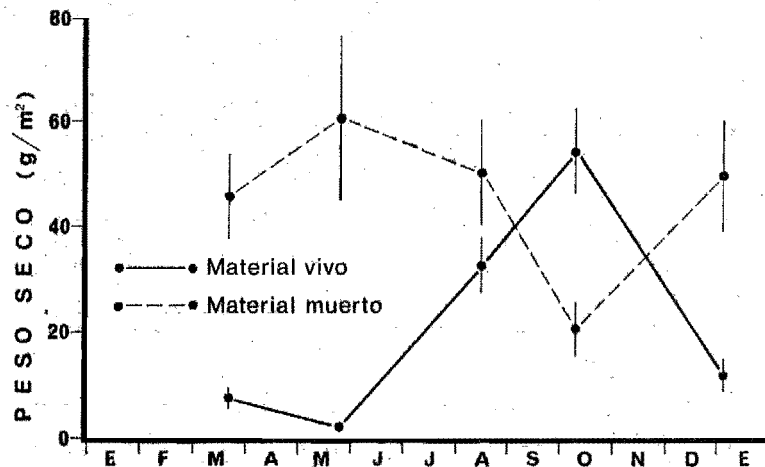


FIGURA 7. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 6 (SITIO DE BOSQUE). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

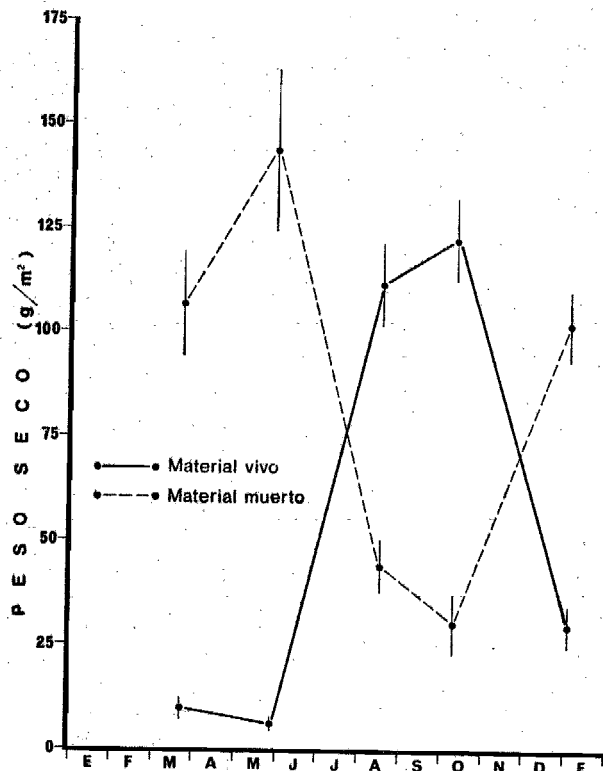


FIGURA 8. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 7 (SITIO DE PASTIZAL). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

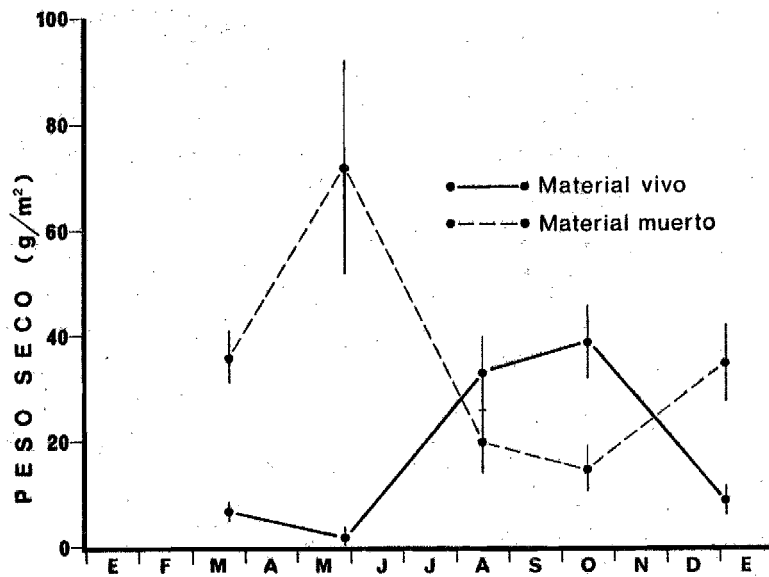


FIGURA 9. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 8 (SITIO EN BOSQUE). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

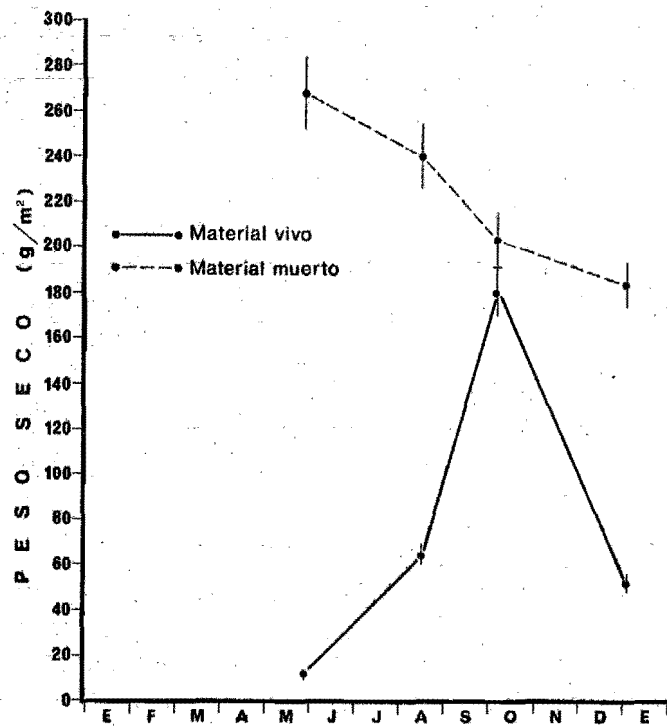


FIGURA 10. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 9 (SITIO EN PASTIZAL). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

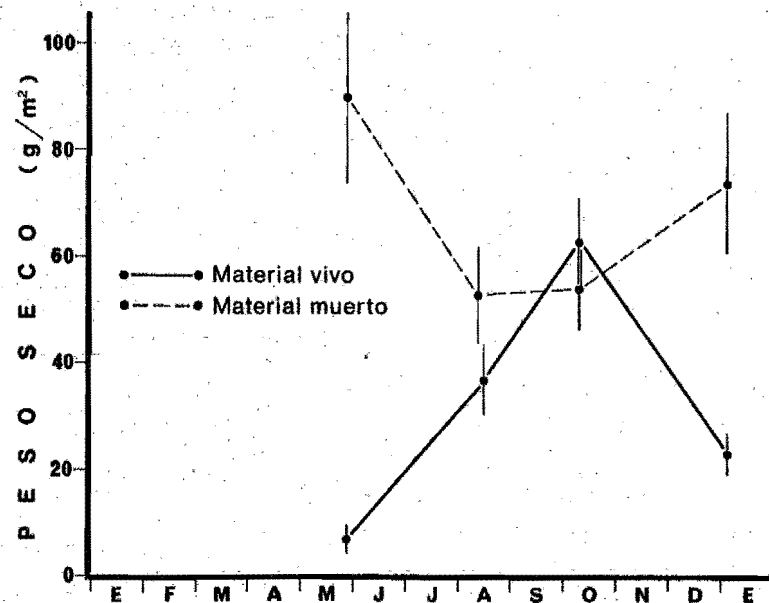


FIGURA 11. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA BIOMASA (—) Y NECROMASA (-----) HERBÁCEAS EN EL TRANSECTO 10 (SITIO EN BOSQUE). LÍNEAS VERTICALES UN ERROR ESTANDAR.

disminuciones en la cosecha viva pero las diferencias no fueron significativas (Cuadro 5). Como se dijo, las disminuciones observadas se explican por la sequía prácticamente total ocurrida durante el tiempo transcurrido entre los dos muestreos. Este decremento en la cosecha verde se puede considerar como una buena aproximación de la mortalidad ocurrida en el período, cuando menos para los casos en los que la diferencia entre los dos tiempos fue significativa estadísticamente, se puede argumentar que el posible incremento de la cosecha verde en el período debido al crecimiento (o a la producción neta aérea) fue despreciable o se aproximó a cero.

El incremento en biomasa de mayo a agosto fue significativo para todos los sitios, sin embargo, igualmente para todos los transectos el valor máximo se observó en octubre. La diferencia entre agosto y octubre fue significativa para un transecto en bosque (el 1) y tres en pastizal (3, 4 y 9) este incremento se presentó en dos sitios sujetos a utilización intensa durante el mes de julio de 1980 (transectos 3 y 4) y en el transecto 9 en donde no hubo pastoreo por el ganado. Esto significa que el incremento en biomasa de agosto a octubre puede presentarse independientemente de la presión de pastoreo que hayan recibido los sitios.

En contraste con los transectos antes mencionados los sitios 7 y 8 alcanzaron en agosto un valor de biomasa muy cercano al máximo. Este curso variable de la biomasa se

MATERIAL VERDE (BIOMASA) (g peso seco/m²)

	MARZO	MAYO	AGOSTO	OCTUBRE	ENERO
1	1.88 (± 0.51)	.62 (± .28)	10.06 (± 1.77)	17.84 (± 4.22)	4.29 (± 1.22)
2	2.11 (± 0.57)	.971 (± .58)	16.77 (± 5.29)	22.87 (± 7.69)	8.42 (± 2.99)
3	10.73 (± 3.55)	.53 (± 0.27)	32.55 (± 7.07)	99.95 (± 48.38)	27.15 (± 14.73)
4	11.51 (± 5.31)	2.36 (± 1.29)	36.50 (± 6.74)	96.71 (± 19.05)	26.44 (± 5.30)
5	11.60 (± 5.81)	3.75 (± 2.25)	50.36 (± 9.68)	75.28 (± 15.61)	15.06 (± 5.43)
6	8.22 (± 3.19)	2.31 (± 1.94)	32.94 (± 11.05)	53.94 (± 18.16)	12.28 (± 6.43)
7	9.84 (± 3.03)	5.88 (± 1.92)	111.74 (± 21.10)	122.91 (± 21.82)	29.4 (± 9.98)
8	6.81 (± 2.09)	1.70 (± 2.17)	32.487 (± 14.76)	38.27 (± 15.48)	9.49 (± 3.86)
9	-	10.53 (± 2.06)	63.88 (± 6.0)	178.32 (± 18.44)	50.27 (± 7.24)
10	-	6.80 (± 2.94)	36.159 (± 13.7)	62.98 (± 16.43)	22.16 (± 8.52)

Cuadro 5. Promedios de Material Verde por Transecto para las Fechas Indicadas.
(± Intervalo de Confianza al 95% de Probabilidad).

relaciona con la distinta fenología de crecimiento propia de las especies dominantes en los sitios.

Cuando se analizan los valores de cosecha total (Figs. 12 a 21) para las especies de mayor contribución a los totales estimados en los transectos, se observa que en la mayoría de las especies se incrementa la cosecha total de agosto a octubre, algunas de manera pronunciada como Piptochaetium fimbriatum, Bidens triplinervia, Ipanoea exinia y Muhlenbergia rigida (ésta especialmente en los transectos 4 y 9) otras en menor proporción y además existen especies que prácticamente no aumentan en biomasa de agosto a octubre o que incluso disminuyen como son Commelina coelestis, Geranium mexicanum, Cologania ovalifolia, Thalictrum aff. strigilosum y Setaria geniculata todas ellas en el transecto 5. En el transecto 7 Aristida spp. Pionocarpus madrensis, Setaria geniculata y Tagetes lucida disminuyen su cosecha total de agosto a octubre. Estos distintos comportamientos determinan que los incrementos globales en biomasa registrados de agosto a octubre sean de diferente magnitud de un transecto a otro.

Este desplazamiento de las épocas de mayor actividad tiene un significado adaptativo ya que se interpreta como una estrategia que forma parte del nicho ecológico de las distintas especies.

Las distintas fenologías en cuanto a los tiempos de mayor actividad de crecimiento se aprecian claramente comparando los comportamientos de las especies anuales antes

TRANSECTO 1

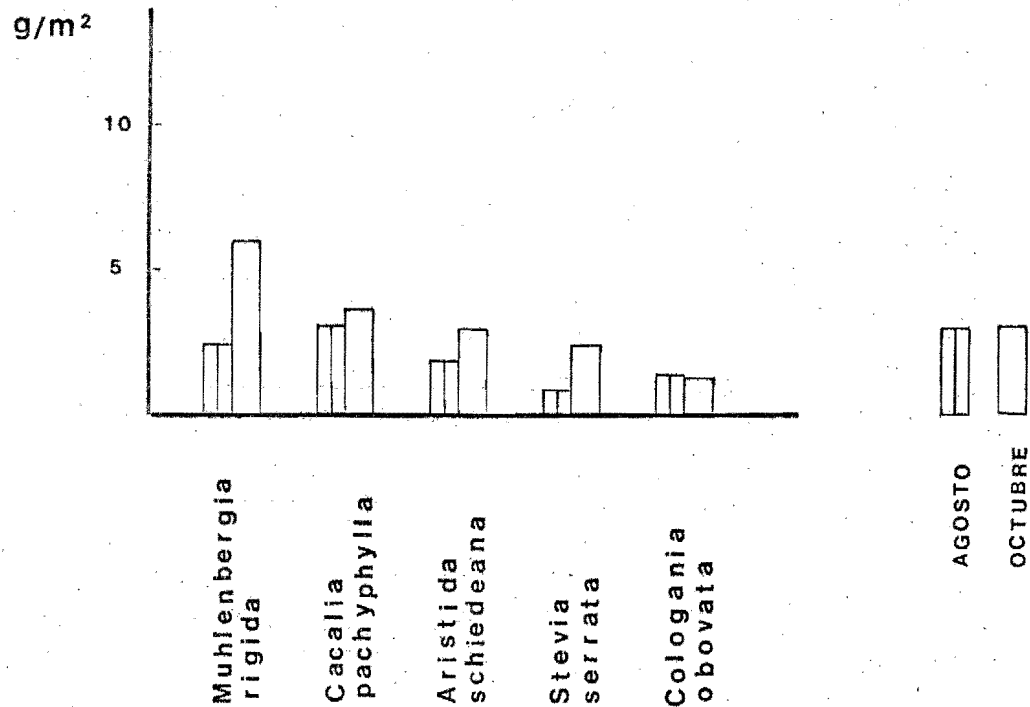


FIGURA 12. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE BOSQUE.

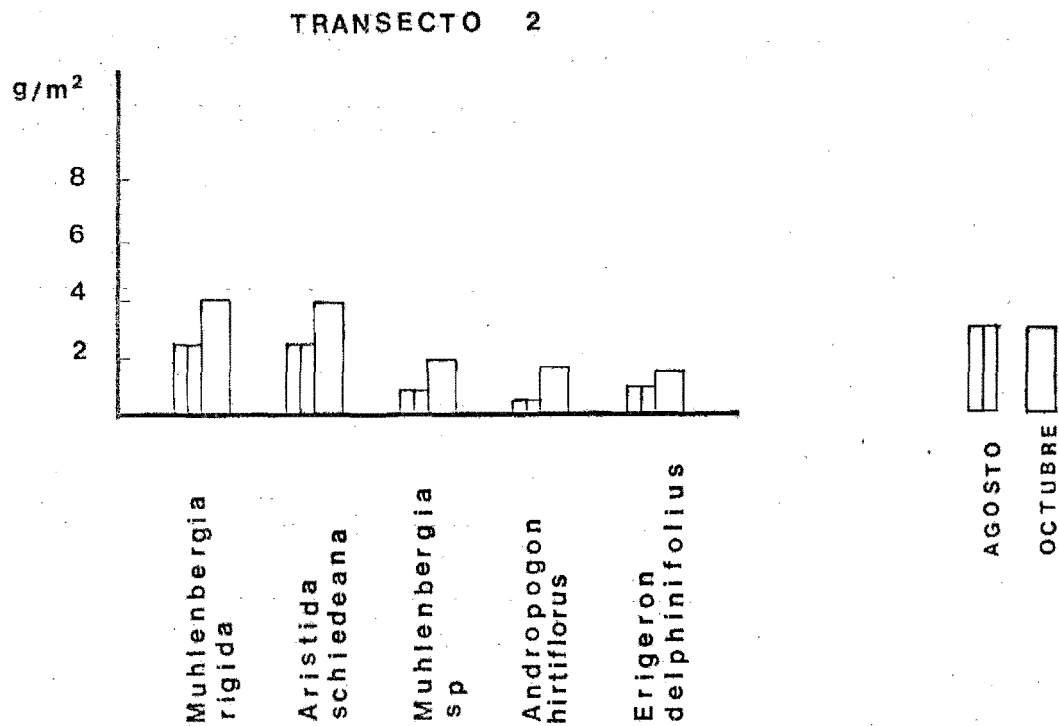


FIGURA 13. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO, SITIO DE BOSQUE.

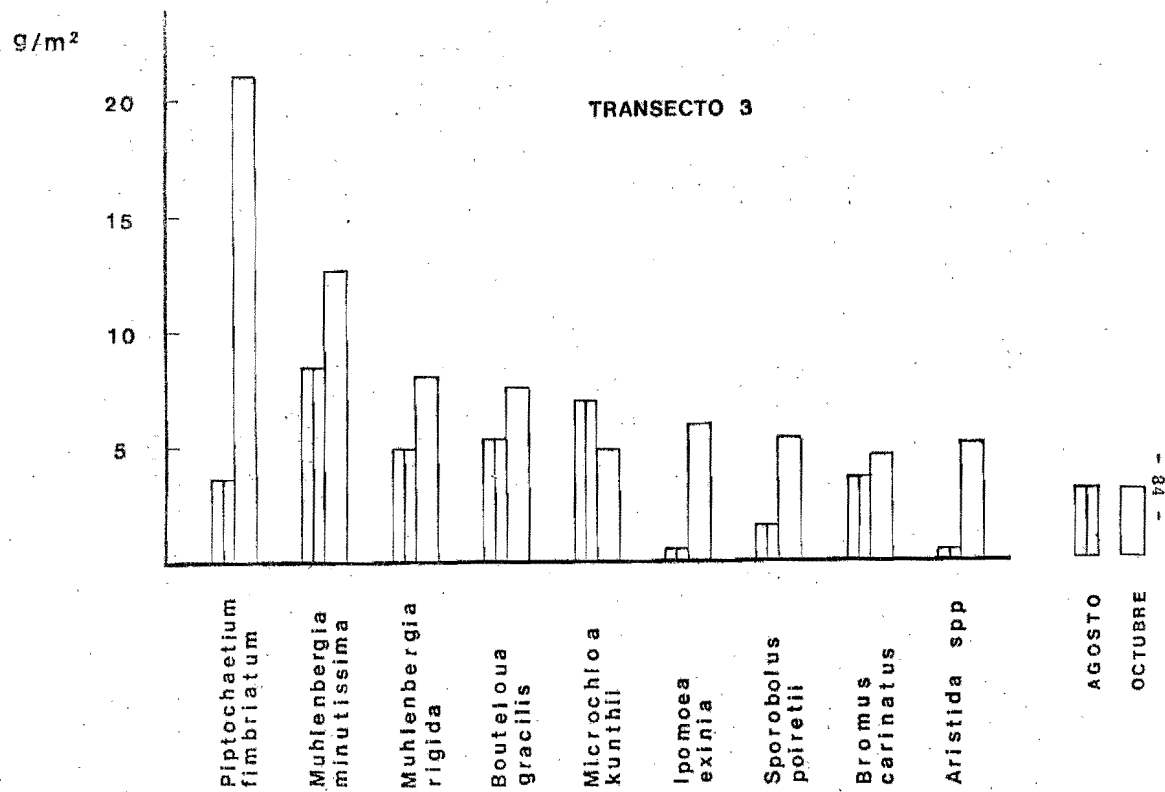


FIGURA 14. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE PASTIZAL.

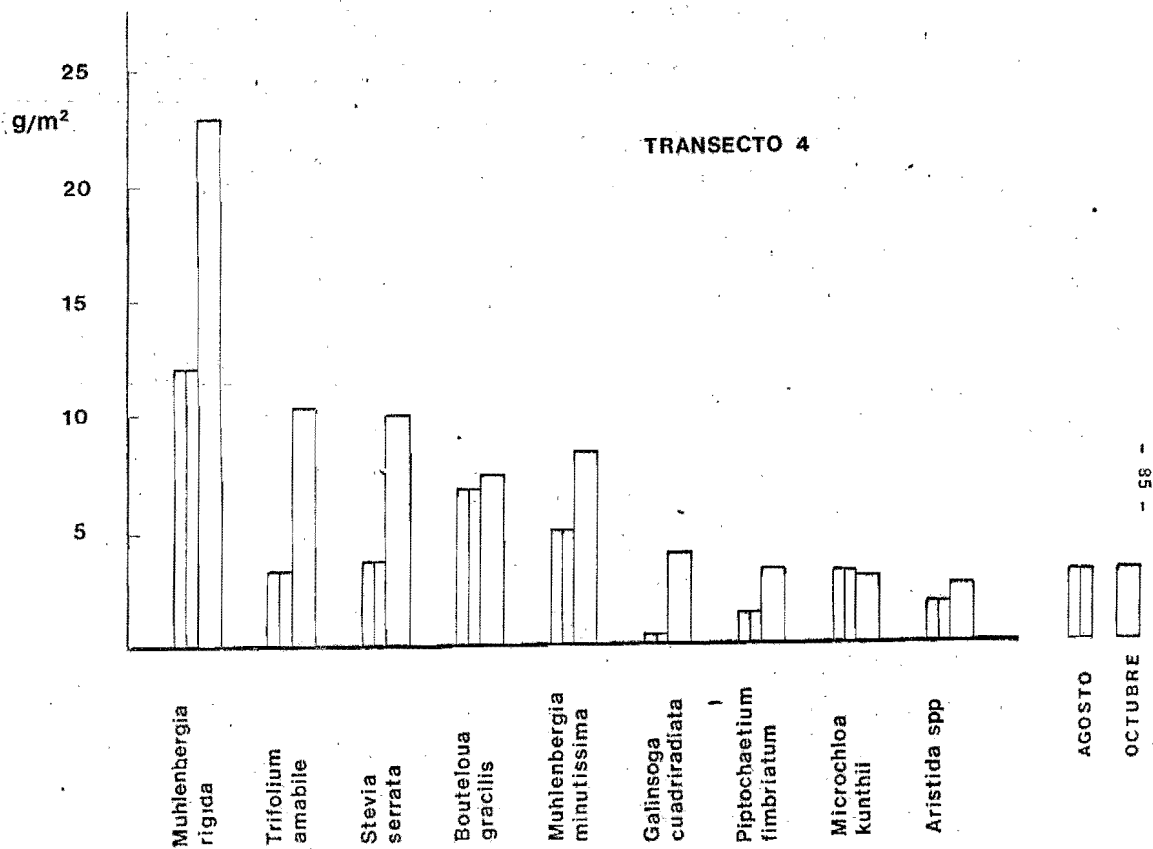


FIGURA 15. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE PASTIZAL.

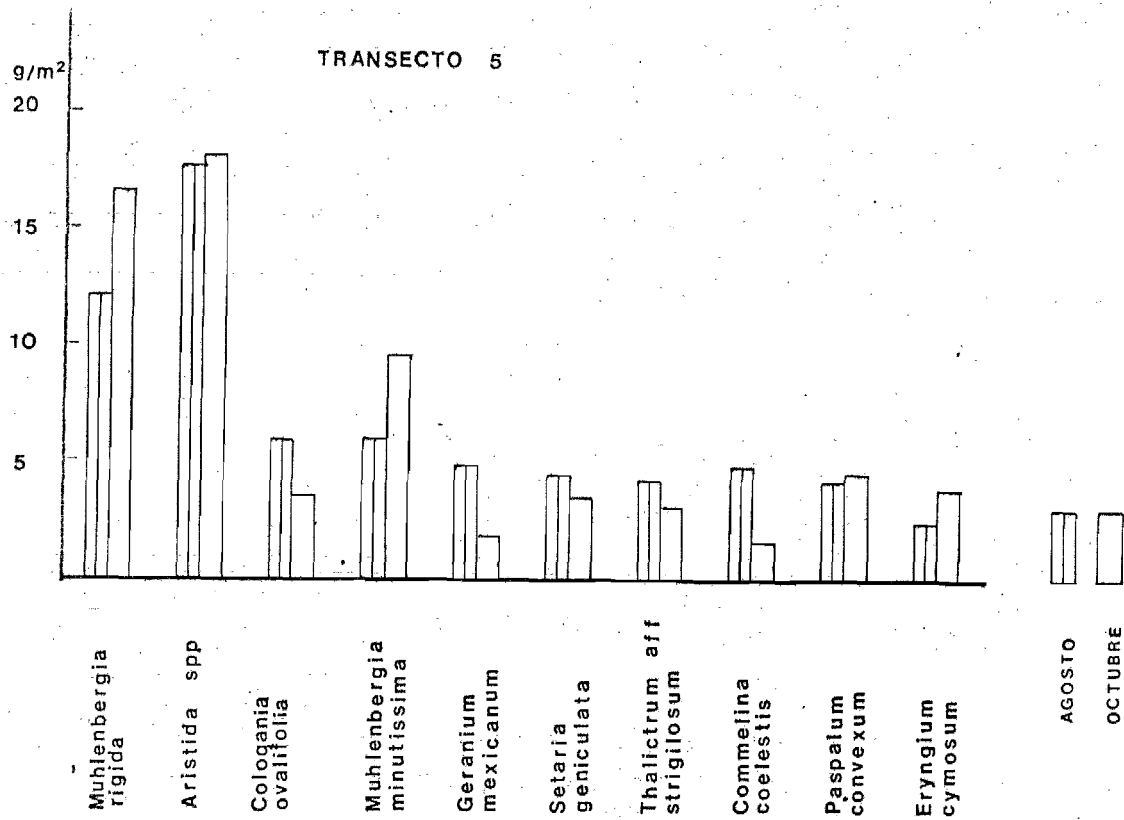


FIGURA 16. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE PASTIZAL.

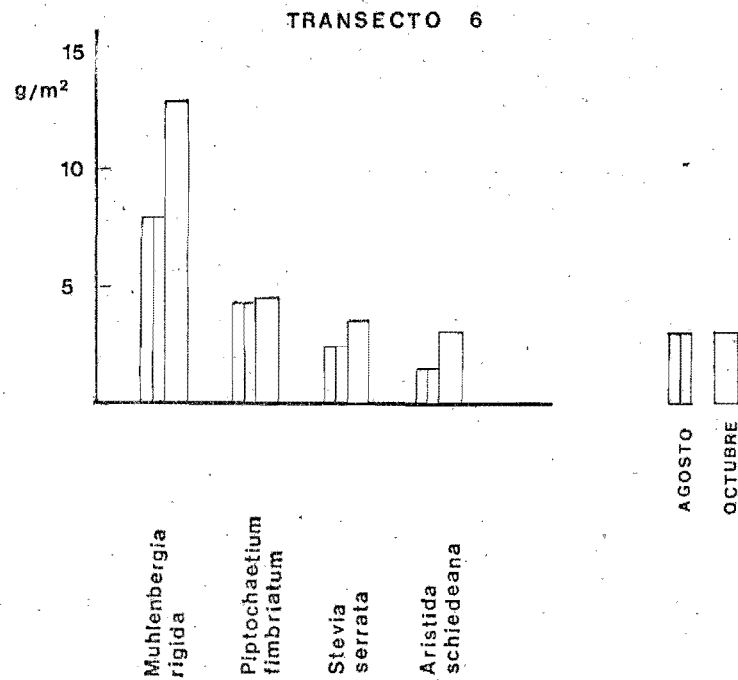


FIGURA 17. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE BOSQUE.

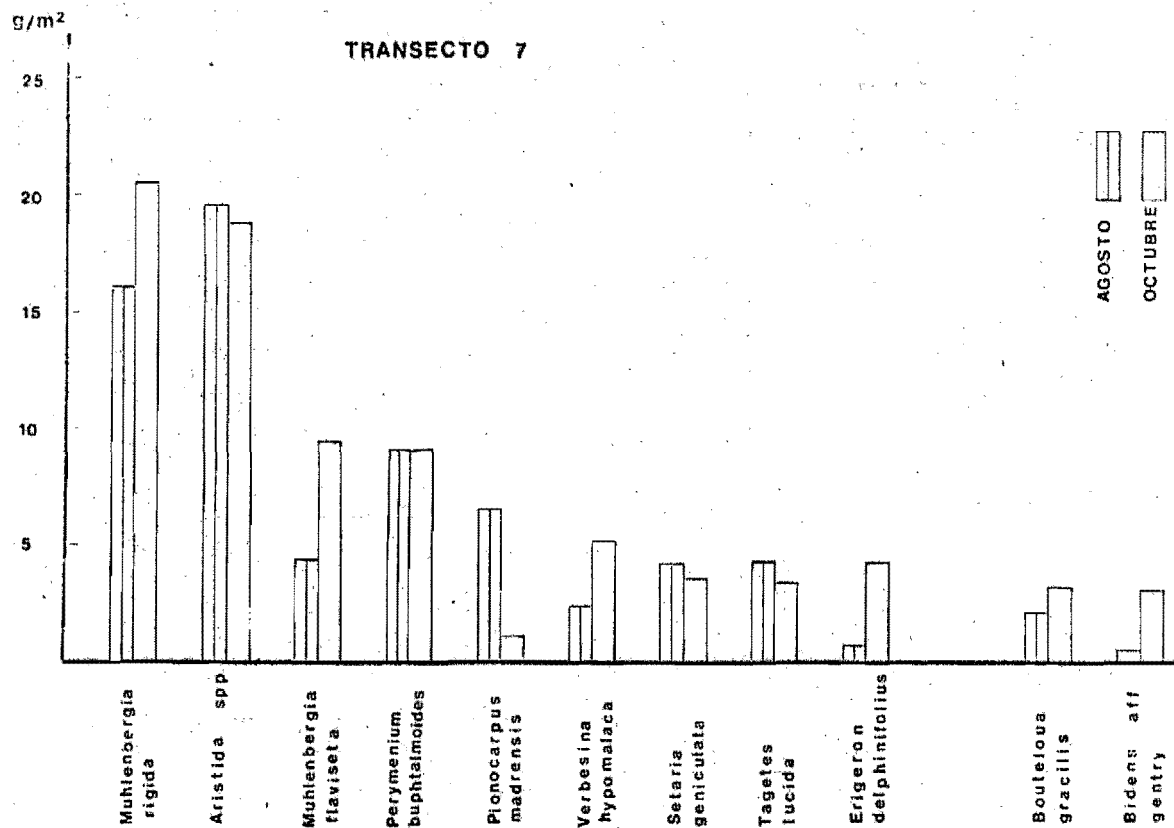


FIGURA 18. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO, SITIO DE PASTIZAL.

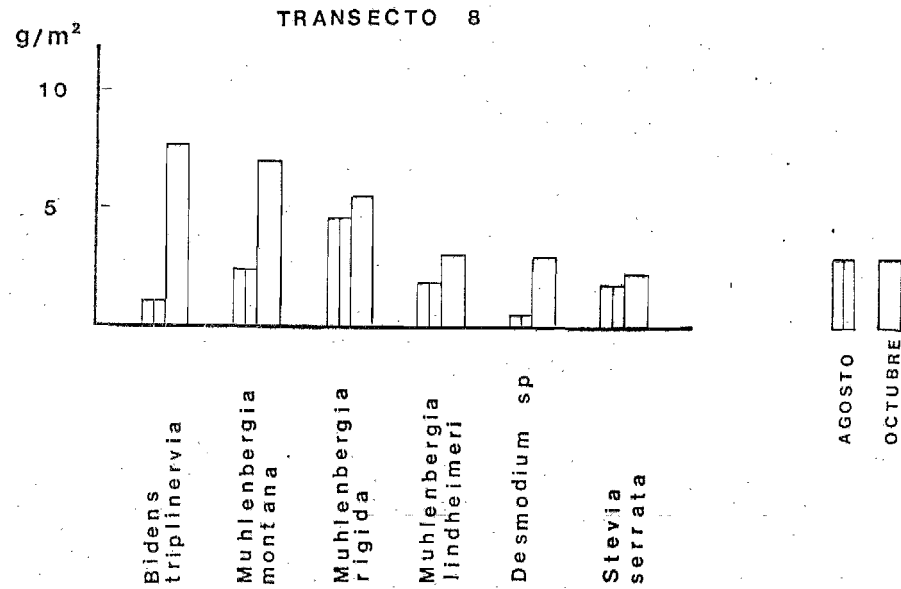


FIGURA 19. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO, SITIO DE BOSQUE.

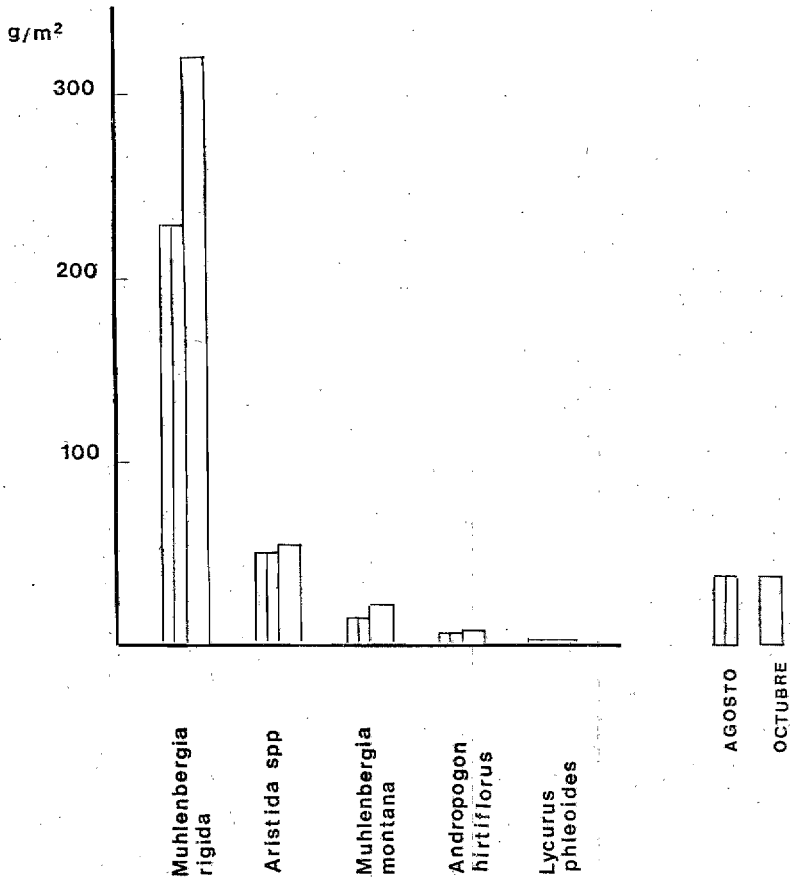


FIGURA 20. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO, SITIO DE PASTIZAL.

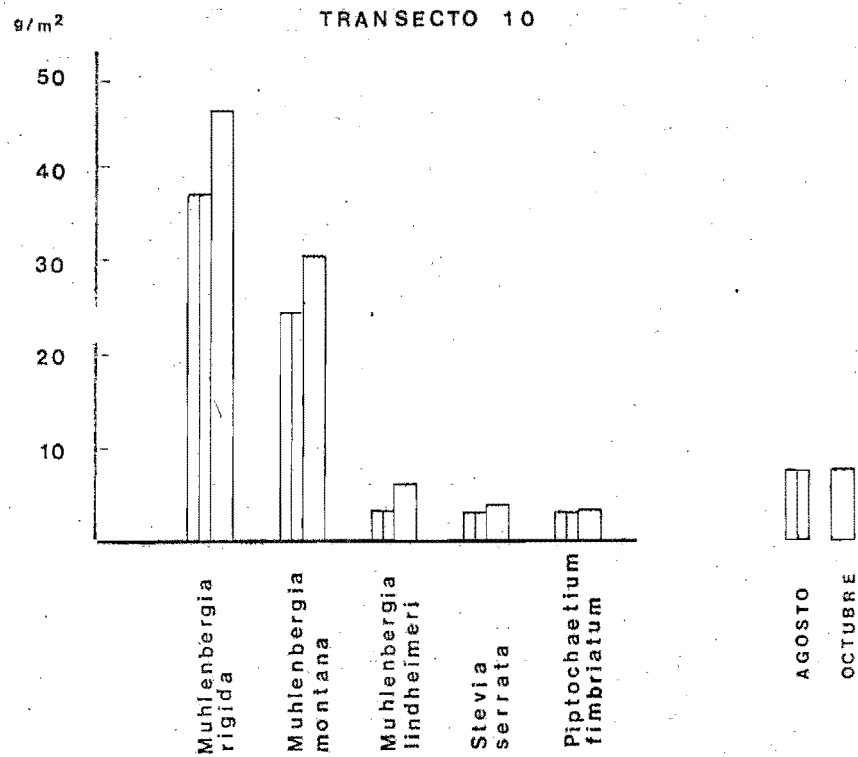


FIGURA 21. COSECHA TOTAL ESTIMADA PARA LAS PRINCIPALES ESPECIES EN LOS PUNTOS PERMANENTES DE MUESTREO. SITIO DE BOSQUE.

mencionadas (propias de los sitios 5 y 7) con el observado para Muhlenbergia rigida. Esta es la especie de mayor importancia en el estrato herbáceo. La mayoría de las hierbas anuales reaccionan de manera muy rápida a la llegada de las lluvias, ya que después de 3 ó 4 semanas de haber comenzado éstas, se pueden observar un gran número de especies en floración. En éstas, la germinación de las poblaciones de semillas en el suelo es prácticamente inmediata al existir la humedad necesaria. Para las gramíneas perennes la llegada de las lluvias significa también el inicio de un crecimiento activo que se traduce en la aparición de nuevas hojas. Sin embargo, la producción en estas especies se distribuye a todo lo largo de la estación de crecimiento, llegando incluso a concentrarse en la segunda mitad de ésta. En el transecto 9 en donde Muhlenbergia rigida por su dominancia determina en gran proporción los cambios observados (Fig. 20), se aprecia claramente que el mayor incremento en la biomasa o material verde ocurre de agosto a octubre (Fig. 10), fecha para la cual esta especie alcanza también, el estado fértil. En cambio, las especies anuales presentan la mayor actividad de producción concentrada en las primeras semanas de la estación de crecimiento. Dado el mayor desarrollo de los sistemas radicales en las especies perennes, es probable que en éstas, para que exista una actividad de producción importante la humedad debe alcanzar las capas más profundas del suelo, cosa que no ocurre con las especies anuales, las

cuales podría pensarse que se desarrollan utilizando la humedad y los nutrientes de las capas más superficiales.

En octubre, fecha en que se observó la máxima biomasa (Tabla 4) existieron algunas diferencias significativas entre los transectos. Dos transectos en bosque (1 y 2) tuvieron los valores más bajos de cosecha viva, estos fueron significativamente inferiores a los de todos los demás sitios, con excepción de la diferencia entre los transectos 2 y 8 que no fue significativa. Tomados en conjunto, los 5 transectos en bosque y los 5 transectos en pastizal, tuvieron un promedio de 39.22 g peso seco/m² y de 114.93 g peso seco/m² respectivamente, la diferencia entre estos valores es altamente significativa ($p < 0.01$).

Los valores bajos de producción herbácea en los transectos 1 y 2 se debe, como se discute más adelante, tanto a un efecto de escasez de nutrientes por el tipo de suelo, como a la interferencia provocada por el estrato arbóreo. Este efecto también explica la marcada diferencia entre la producción herbácea en los sitios de bosque comparada con la producción en los sitios de pastizal.

Por otro lado en el transecto 9 (en pastizal) la biomasa fue significativamente superior a la de todos los demás. De acuerdo con esto el pastoreo tuvo un efecto depresivo en la producción aérea de los demás sitios. Sin embargo, la biomasa en los transectos de pastizal sujeto a

pastoreo ligero (transectos 5 y 7) fue muy similar ($\bar{x} = 98.28$ g. peso seco/m²) a la de los transectos 3 y 4 en sitios sujetos a pastoreo más intenso ($\bar{x} = 101.67$ g peso seco/m²).

La diferencia entre los valores de biomasa para el transecto 9 y los restantes sitios en pastizal sugiere que el pastoreo tuvo un efecto depresivo en la producción herbácea, sin embargo, dado que probablemente la utilización de los herbívoros se subestimó, la diferencia real existente entre los sitios pastoreados y los no pastoreados fue posiblemente menor a la indicada.

6.3. Cosecha de Material Muerto.

En general, los errores de muestreo asociados a las estimaciones de la cosecha de material muerto fueron grandes; esto dificulta el reconocer cambios reales en los valores obtenidos. La mayor imprecisión en los muestreos de la cosecha de material muerto ya ha sido reportada por otros autores (Singh, Lauenroth y Steinhorst 1975, Wiegert y Mc Ginnis 1975, Sims y Singh 1978).

Como se mencionó en la sección introductoria de este trabajo, la necromasa total en las asociaciones herbáceas se encuentra en una dinámica continua. Esta es producto de las entradas al compartimento por mortalidad y las salidas del mismo por descomposición. Cada uno de estos dos procesos es complejo, interviniendo en ellos una

variedad de factores. Es muy probable que en distintas áreas de una misma asociación la mortalidad y la descomposición se lleven a cabo de diferente manera. Esto ocasiona que la dinámica de recambio de la necromasa vista en su conjunto pueda ser heterogénea dentro de una misma comunidad. Sims y Singh (1978) atribuyen a esta situación la errática dinámica del mantillo que observaron en pastizales de los Estados Unidos. Encontraron dificultades para explicar los procesos de descomposición debido a la imprecisión que tuvieron en los muestreos del material muerto.

En el presente trabajo, aunque se tuvieron errores de muestreo relativamente grandes en las estimaciones de la necromasa, es posible elucidar algunas variaciones importantes en este compartimento.

De marzo a mayo la variación tenida en los datos no hace posible deducir ningún cambio real. Sin embargo, para el mismo período la biomasa mostró disminuciones significativas (Cuadro 4) al tiempo que la tasa de descomposición obtenida fué prácticamente de cero (Cuadro 6). De esta manera las entradas totales al compartimento del material muerto pueden estimarse haciéndolas equivalentes a las disminuciones observadas en el material verde, estableciéndose por lo tanto en mayo, la máxima cosecha de material muerto y mínima biomasa.

De mayo a agosto los procesos de descomposición se activaron como consecuencia de la humedad producto de las

a) Tasas de Descomposición del Material Muerto en Pastizal Obtenidas por la Técnica de Muestras Pareadas (r en mg/g/día).

MARZO - MAYO				MAYO - AGOSTO				AGOSTO - OCTUBRE			
peso inicial	peso final	t _i (días)	r	peso inicial	peso final	t _i (días)	r	peso inicial	peso final	t _i (días)	r
58.1	70.9	51	-3.9	131.8	98.57	83	3.5	81.4	22.2	52	25.0
52.8	51.5	50	0.5	154.6	83.6	83	7.4	91.3	27.9	52	22.8
65.9	64.9	51	0.3	109.4	78.5	83	4.0	104.1	46.3	54	15.0
51.1	55.7	51	-1.7	115.6	92.7	82	2.7	79.7	40.9	54	12.3
144.4	137.9	51	0.9	120.3	106.9	84	1.4	108.7	53.6	54	13.1
158.3	148.4	50	1.3	149.4	87.9	83	6.4	87.6	25.4	54	22.9
177.4	128.2	50	6.6	144.0	113.2	83	2.9	103.3	47.2	54	14.5
-	-	-	-	158.7	60.02	83	11.7	84.4	50.8	54	9.4
$\bar{x} = 0.57$				$\bar{x} = 5.0$				$\bar{x} = 16.9$			

b) Tasas de Descomposición del Material Muerto en Pastizal Obtenidas por la Técnica de Exclusiones.

MAYO - AGOSTO				AGOSTO - OCTUBRE				OCTUBRE - ENERO			
peso inicial	peso final	t _i (días)	r	peso inicial	peso final	t _i (días)	r	peso inicial	peso final	t _i (días)	r
55.3	44.1	81	2.8	57.5	33.8	53	10.0	40.2	37.6	84	0.80
56.0	38.4	80	4.7	55.2	32.9	53	9.7	40.9	32.2	85	2.8
56.0	36.4	80	5.4	56.8	46.2	53	3.9	42.8	39.15	86	1.03
56.0	32.6	80	6.8	57.5	40.07	53	6.8	42.2	35.02	87	2.15
56.4	46.2	83	2.4	55.0	49.9	54	1.8	42.7	39.02	84	1.07
55.0	44.5	85	2.5	55.0	31.6	54	10.3	43.1	39.06	82	1.2
55.8	44.9	84	2.6	55.0	39.9	54	5.9	42.10	31.20	86	3.5
57.0	45.3	82	2.8	55.0	44.4	54	4.0	42.3	37.4	88	1.4
$\bar{x} = 3.75$				$\bar{x} = 6.55$				$\bar{x} = 1.75$			

c) Tasas de Descomposición para el Período Mayo-Agosto Obtenidas a Partir de las Estimaciones de Neomasa en los 10 Transectos (mg/g/día).

TRANSECTO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	\bar{x}
	14.4	12.4	26.0	19.5	7.5	2.6	15.2	16.4	1.5	7.0	12.25

CUADRO 6. Tasas de Descomposición del Material Muerto Según los Diferentes Métodos Utilizados.

primeras lluvias. De marzo a agosto o de mayo a agosto se observaron disminuciones significativas en la cantidad de material muerto para dos transectos en bosque (1 y 2) y 3 en pastizal (3, 4 y 7) (Cuadro 4).

En los demás sitios también hubo disminuciones en la cosecha de material muerto sin que éstas llegaran a ser significativas. En este caso, para los sitios de pastizal (3, 4 y 7) parece que el ganado tuvo una influencia decisiva en las diferencias observadas, acelerando la tasa de descomposición del mantillo. El pisoteo de los animales provoca que parte del material muerto reciente pase a incorporarse al mantillo y éste al estar en contacto directo con el suelo se descompone más rápidamente. Este efecto se relaciona con la menor necromasa que se ha observado en sitios sujetos a pastoreo (Launchbaugh 1955, Sims, Singh y Lauenroth 1978, Sims y Singh 1978).

De mayo a agosto la mayoría de los sitios con poca o nula alteración por el ganado mostraron disminuciones no significativas en la cantidad de material muerto (transectos 5, 6, 8, 9 y 10). Para el período en el que se alcanzó la biomasa máxima (de agosto a octubre), aún cuando la descomposición seguía activa, no se observaron disminuciones sistemáticas en la cosecha de material muerto, como ocurrió para el período anterior, esto significa que de agosto a octubre los cambios netos observados en la cantidad de material muerto fueron el resultado de dos procesos en

considerable actividad: por un lado la descomposición, la cual sacó material del compartimento, y por otro la mortalidad del material verde la cual ingresó necromasa al sistema. De agosto a octubre el transecto 5 (en pastizal) mostró una disminución significativa en la cantidad de material muerto, en tanto que los sitios 1 y 3 (en bosque y pastizal respectivamente) mostraron incrementos significativos. Para los demás transectos las variaciones fueron pequeñas (generalmente disminuciones) a excepción del transecto 6 (en bosque) en donde la disminución fue mayor. De acuerdo con estos resultados se puede afirmar que tanto la mortalidad como la descomposición son fenómenos que pueden presentar variaciones importantes de acuerdo a las distintas especies y según las condiciones particulares de los sitios. De octubre a enero las lluvias disminuyeron considerablemente y la cantidad de material muerto aumentó en todos los transectos a excepción del 1 y 9. En los transectos 2, 4, 5 y 7 los incrementos fueron significativos. En este período la disminución del material vivo fue especialmente clara en todos los sitios de manera que la baja en las estimaciones de necromasa en los transectos 1 y 9, sólo puede atribuirse a los errores de muestreo.

6.4. Estimaciones de Producción Primaria.

6.4.1. Método de Wiegert y Evans.

De acuerdo a este método la estimación de producción aérea se obtiene por el cambio en la biomasa de



un tiempo a otro más una estimación de la mortalidad ocurrida en el período. A continuación se analizan las estimaciones obtenidas para la tasa de descomposición del material muerto y la mortalidad.

6.4.1.1. Tasa de Descomposición del Mantillo.

En el período marzo-mayo se hizo la primera estimación de la tasa de descomposición del material muerto. Se utilizó la técnica de las muestras pareadas propuesta por Wieqert y Evans (1964). Para este período las tasas obtenidas muestran una variación considerable consecuencia del error tenido en el muestreo del mantillo (Cuadro 6). Sin embargo, el valor promedio obtenido: 0.57 mg/g/día, resulta lógico ya que de marzo a mayo la precipitación fue nula.

Para el intervalo mayo-agosto se estimó la tasa de descomposición por la comparación de la cosecha muerta al inicio y al final del intervalo de tiempo, debido a la variabilidad de los datos obtenidos por esta técnica, se utilizó además la técnica de las exclusiones descrita en la sección de métodos. Por la primera técnica se obtuvo una tasa de descomposición de 5.0 ± 1.18 mg/g/día, utilizando las exclusiones la tasa fue de 3.75 ± 0.58 mg/g/día. Por este método la variabilidad de los resultados disminuyó considerablemente. La diferencia entre las dos medias no es significativa. Sin embargo, considerando el patrón de

cambio para el material muerto ya descrito anteriormente, si se utiliza el criterio de considerar la necromasa en mayo y en agosto como equivalentes de las cantidades W_0 y W_1 de la técnica de Wiegert y Evans, es posible obtener tasas de descomposición para los distintos transectos, los valores así obtenidos muestran considerable variabilidad: de 1.5 a 26.0 mg/g/día (Cuadro 6). Aunque en estos valores hay implícito un error de muestreo, parece probable que en general la tasa de 5.0 mg/g/día sea una subestimación del valor real ocurrido. Esto se deduce del hecho de que 8 de las 10 tasas de descomposición obtenidas por los cambios en la necromasa resultan ser superiores a 5.0 mg/g/día teniendo un promedio de 12.2 mg/g/día. Las elevadas tasas obtenidas en los transectos 3 y 4 (26.0 y 19.5 mg/g/día) parecen relacionarse con el pastoreo ocurrido en estos sitios durante el mes de julio; este efecto del ganado en la desaparición del material muerto se discute más adelante.

Estos resultados sugieren que los procesos de descomposición son variables de acuerdo a los distintos sitios. Las tasas obtenidas "in situ" suponen una mortalidad de cero durante el período. De acuerdo a los resultados encontrados, la mortalidad probablemente fue mínima durante el período mencionado.

Para el período agosto-octubre la tasa promedio obtenida por las muestras pareadas fue de 16.87 ± 2.05 mg/g/día. Esta es significativamente superior a la estimación.

obtenida por las exclusiones: 6.55 ± 1.3 mg/g/día. La marcada diferencia entre estas tasas sugiere que por un lado, las exclusiones impiden el acceso de consumidores al mantillo y por otro el pisoteo por el ganado pudo haber acelerado la descomposición. Varios autores han encontrado menores tasas de descomposición del material muerto en bolsas de malla que las obtenidas en muestras de material no confinado (Wiegert y Evans, 1964; Wallentinus, 1973; Wiegert y McGinnis, 1975; Weary y Merriam, 1978) Wallentinus (op.cit.) estudió la producción primaria y la descomposición del material muerto en una pradera costera en Suecia. Comparó sitios pastoreados con otros no pastoreados encontrando en los primeros una mayor tasa de desaparición del mantillo. Este autor atribuye este efecto al pisoteo de los animales que incrementa la superficie relativa disponible para la acción de los microorganismos. También menciona que la descomposición más rápida pudo deberse a mayores temperaturas superficiales (originadas por una cobertura vegetal menor) o incluso a pérdidas por consumo causadas por el pastoreo. Wallentinus (op. cit.) encontró una tasa máxima de descomposición del mantillo de 4.4. mg/g/día en las bolsas de malla, en las muestras no confinadas la tasa correspondiente fue de 8.6 mg/g/día. La máxima tasa en las muestras no confinadas fue de 15.8 mg/g/día (durante un período de 30 días). Wiegert y Evans (1964) encontraron una tasa máxima de 13.6 mg/g/día durante 50 días. La mayor tasa obtenida en

"La Michilfa" utilizando las muestras pareadas fue de 16.9 mg/g/día durante 54 días. Esta tasa es comparable a las antes mencionadas, siendo probablemente un poco mayor lo cual sería lógico considerando las relativamente mayores temperaturas de la zona de estudio comparadas con las de los sitios estudiados por Wiegert y Evans (op.cit.) y Wallentinus (op.cit.).

En "La Michilfa", la tasa obtenida de octubre a enero: 1.75 mg/g/día, es razonable dadas las condiciones climáticas prevalecientes. Sin embargo, probablemente, subestime en algo la tasa real, esto puede afirmarse dados los resultados ya mencionados acerca de la descomposición en las exclusiones.

Estos resultados muestran la clara relación entre los procesos de descomposición y la cantidad de humedad. Las máximas y mínimas tasas de desaparición del material muerto ocurrieron de agosto a octubre y de marzo a mayo respectivamente, períodos para los cuales la precipitación y la humedad mostraron también las situaciones extremas. De mayo a agosto y de octubre a enero la descomposición alcanzó valores intermedios correspondiéndose el primero con el inicio de las lluvias y el segundo con el período invernal de escasa humedad y baja temperatura. De manera similar, Witkamp (1963) encontró que la actividad de las poblaciones microbianas y de hongos responsables de la descomposición de la hojarasca en bosques deciduos, están claramente relacionadas con las condiciones de humedad y temperatura.

6.4.1.2. Mortalidad.

De acuerdo al método propuesto por Wiegert y Evans la estimación de la mortalidad es el resultado de la adición de dos parámetros, la cantidad de material muerto que desaparece y el cambio en el material muerto ocurrido durante el intervalo de tiempo. Debido a esto, la variabilidad existente en los datos de cosecha de la necromasa tiene que reflejarse en las estimaciones de mortalidad. Cuando esta variabilidad es grande las estimaciones de mortalidad se vuelven poco precisas. En ecosistemas con marcada estacionalidad como en "La Michilfa" la cosecha de material vivo es muy sensible a los cambios ambientales. Durante las épocas de sequía en las que las disminuciones en la biomasa son marcadas, la mortalidad parece estimarse de manera más aproximada por medio de estos decrementos que por el método propuesto por Wiegert y Evans.

De hecho, si se observa que la biomasa disminuye, la conclusión que se obtiene es que las plantas tuvieron un balance energético negativo y por lo tanto, sobrevino la mortalidad de buena parte de la biomasa inicial. El poco material verde que persiste después de este período, es de suponerse que se haya sostenido al nivel de la compensación respiratoria, manteniendo una tasa mínima de fotosíntesis y utilizando parte de las reservas de la planta ubicadas en los órganos subterráneos de la misma. Trlica y Wayne Cook (1972) encontraron esta disminución en la cantidad total de

carbohidratos disponibles durante la época de sequía. En un sitio localizado en Utah estos autores analizaron los cambios estacionales en la cantidad de las reservas disponibles para las gramíneas Agropyron cristatum y Elymus junceus. En "La Michilfa" durante las épocas desfavorables para el crecimiento antes mencionadas, la biomasa sólo podría aumentar como consecuencia de breves y ocasionales períodos de mayor humedad. En este caso, al suponerse mínima la producción neta, - Δb se reconoce como una aproximación de la mortalidad y este valor sólo se puede considerar como una subestimación en la misma medida de la producción neta que haya ocurrido en el período. De acuerdo con esto, para los períodos en los que se registraron disminuciones en la biomasa la mortalidad se tomó como - Δb . Estos períodos fueron marzo-mayo y octubre-enero. Durante los restantes intervalos de tiempo la biomasa aumentó constantemente, de manera que las estimaciones de mortalidad se hicieron siguiendo el método de Wiegert y Evans.

Para el período mayo-agosto si se utiliza la tasa de descomposición de 5.0 mg/g/día se obtienen valores negativos de mortalidad para 8 de los 10 transectos (Cuadro 7). Como ya se indicó parecen más plausibles las tasas de descomposición obtenidas "in situ" lo cual implica que la mortalidad en este período debe haber sido mínima. Para el período mayo-agosto los valores de mortalidad que aparecen en el Cuadro 7 corresponden a la tasa de descomposición de

	MARZO - MAYO	MAYO - AGOSTO	AGOSTO- OCTUBRE	OCTUBRE - ENERO
1	1.26	0	10.58	13.55
2	1.14	0	2.36	14.45
3	10.20	0	32.78	72.80
4	9.15	0	6.88	70.27
5	7.85	0	0	60.22
6	5.91	9.58	0	41.66
7	3.96	0	10.59	93.51
8	5.11	0	5.34	28.78
9	-	66.53	111.01	128.05
10	-	0	38.91	40.82

Cuadro 7. Estimaciones de Mortalidad por Transecto para los Períodos Señalados (g/m²).

5.0 mg/g/día. Cuando la mortalidad resultó negativa ésta se consideró como cero. Para el transecto 9 el valor de 66.53 g/m² parece una sobre-estimación del valor real, esta mortalidad no resulta lógica ya que el promedio de biomasa para el período fue de 37.2 g/m². De agosto a octubre la mortalidad fue de mayor magnitud que la ocurrida en el período anterior, esto se deduce del hecho de que aún bajo una descomposición muy activa, de agosto a octubre la cantidad de necromasa aumentó significativamente en algunos sitios (transectos 1 y 3) en cambio, para el período anterior el material muerto disminuyó en todos los transectos y en ocasiones significativamente (transectos 1, 3, 4 y 7). De agosto a octubre los valores estimados de mortalidad aunque acarrear el error de muestreo propio de las estimaciones de necromasa parecen razonables, salvo en los transectos 5, 6 y 9 (Cuadro 7). La tasa de descomposición que se aplicó fue el promedio entre el valor obtenido por las exclusiones (6.55 mg/g/día) y la tasa estimada por la técnica de las muestras pareadas (16.87 mg/g/día). Al obtenerse una mortalidad de 0 en los transectos 5 y 6 parece lógico suponer que en estos sitios la tasa de descomposición real fue mayor que la aplicada (11.73 mg/g/día) en tanto que en el transecto 9 la tasa de descomposición y por tanto la mortalidad seguramente se sobreestimaron. En este sitio la mortalidad de 111 g/m² se aproxima al promedio estimado para la biomasa: 121 g/m² parece poco probable una tasa de recambio tan alta en este compartimento.

Aunque en todos los sitios la máxima mortalidad se registró en el período octubre-enero cuando los factores físicos (especialmente la falta de humedad) fueron seguramente los determinantes, es interesante notar que de agosto a octubre en los transectos 1 y 3 se registró un incremento significativo en la biomasa el cual fue acompañado de un aumento significativo en la cantidad de material muerto. En el transecto 4 ocurrió algo similar aunque el incremento en el material muerto fue mínimo, sin embargo, dada la activa descomposición ocurrida en el período, la mortalidad fue muy superior a la ocurrida de mayo a agosto. De agosto a octubre los factores físicos del ambiente eran favorables para el desarrollo de las plantas, por lo que la mortalidad seguramente se debió a las interferencias intra e interespecificas que ocurrieron en el conjunto de plantas en activo crecimiento. Este fenómeno es analizado por Sarukhán (1979); este autor menciona que la máxima mortalidad en poblaciones naturales de Ranunculus repens y R. acris en praderas de la Gran Bretaña fue encontrada cuando las plantas sobrevivientes se encontraban creciendo a la máxima velocidad. En "La Michilia" dada la marcada estacionalidad de los cambios climáticos, especialmente de la precipitación, la mortalidad máxima ocurre en el período de sequía y bajas temperaturas que sigue a la estación de crecimiento, sin embargo, dentro de ésta, en los transectos 1,3, 4 y 9 la mayor mortalidad se asoció con el incremento en biomasa más pronunciado.

La menor mortalidad encontrada al inicio de la estación de producción indica que los individuos al comenzar su actividad de crecimiento se interfieren entre si de manera poco importante, sin embargo, a medida que aumenta la cobertura total y las plantas demandan la mayor cantidad de recursos (luz, agua y nutrientes) se puede llegar a un punto en donde se presente mortalidad denso-dependiente. De esta manera la mortalidad sería mayor conforme avanza la estación de crecimiento. Cornet (1981) encontró resultados similares en un estudio de producción primaria en comunidades herbáceas del Sahel en Senegal. Este autor encontró un aumento de la mortalidad conforme avanzaba la estación de crecimiento. En "La Michilfa" los sitios 2, 5, 7, 8 y 10 mostraron el mayor incremento en biomasa durante la primera mitad de la estación de crecimiento. Sin embargo, la mortalidad más alta se obtuvo en la segunda mitad de la estación de producción. Como se mencionó anteriormente, parece ser que la razón fundamental para explicar la mortalidad denso-dependiente es la demanda de nutrientes ejercida por la comunidad herbácea. Cuando la actividad de producción presiona cerca del límite de la capacidad de carga del sistema (cosa que no ocurre al inicio de la estación de crecimiento) es más factible esperar que las interferencias por competencia se agudizen. Christie (1981), encontró este aumento en la cantidad de nutrientes demandados a medida que avanzaba la estación de crecimiento.

Este autor midió los cambios estacionales en la cantidad de nitrógeno y fósforo absorbidos por un pastizal semi-árido en Australia.

6.4.1.3. Producción Primaria Neta.

Las estimaciones de producción guardan una estrecha relación con las variaciones en la biomasa ya discutidas. Se observa que para distintos sitios varía la importancia relativa de la producción ocurrida en los periodos mayo-agosto y agosto-octubre (Cuadro 8). Esta discrepancia en las épocas para las cuales se registra la mayor producción tiene relación con el distinto comportamiento de las especies analizado anteriormente. Los totales de producción estacional por sitios muestran variaciones relativas similares a las observadas en las estimaciones de biomasa en octubre. La producción obtenida para el transecto 9 es poco confiable ya que incluye la sobreestimación tenida en la mortalidad. En conjunto se distinguen tres niveles de producción entre los distintos sitios, un nivel bajo ($\bar{x} = 26.03$ g peso seco/m²) encontrado en 2 transectos en bosque (1 y 2) un nivel medio para los demás sitios de bosque ($\bar{x} = 67.03$ g peso seco/m²) y el promedio más alto correspondiente a las áreas de pastizal ($\bar{x} = 155.58$ g peso seco/m²). Los factores causales asociados con estas diferencias se discuten en detalle en posteriores secciones.

TRANSECTOS	MARZO - MAYO	MAYO - AGOSTO	AGOSTO - OCTUBRE	OCTUBRE - ENERO	TOTAL ESTACIONAL
1	0.0	9.44 (0.119)	18.36 (0.33)	0.0	27.8
2	0.0	15.8 (0.208)	8.46 (0.15)	0.0	24.26
3	0.0	32.02 (0.405)	100.18 (1.82)	0.0	132.2
4	0.0	34.14 (0.43)	67.1 (1.19)	0.0	101.2
5	0.0	46.61 (0.64)	24.92 (0.44)	0.0	71.5
6	0.0	40.21 (0.53)	21.0 (0.37)	0.0	61.21
7	0.0	105.86 (1.34)	21.76 (0.39)	0.0	127.6
8	0.0	30.78 (0.39)	11.13 (0.20)	0.0	41.91
9	-	119.88 (1.53)	225.45 (3.95)	0.0	345.3
10	-	29.36 (0.381)	68.61 (1.20)	0.0	97.9

Cuadro 8. Estimaciones de Producción Herbácea según el Método de Wiegert y Evans. Tasa Diaria de Producción entre Paréntesis (g/m²).

6.4.2. Estimaciones de Producción por el Incremento Estacional en la Cosecha Total.

Los valores de producción obtenidos por este método resultaron bastante erráticos (Cuadro 9) en comparación con los valores estimados por las demás técnicas (Cuadro 12). El problema principal que se encuentra en su utilización consiste en incluir directamente las variaciones observadas en el mantillo dentro de las estimaciones de producción. Como se ha visto, los cambios que se presentan en la necromasa son el resultado de dos procesos independientes: la descomposición y la mortalidad, por lo tanto, las variaciones en este compartimento a lo largo de la estación pueden ser irregulares de acuerdo a los diferentes sitios y condiciones del ambiente. De esta manera, obtener los valores de producción con base en los cambios que presente la suma de las cosechas verde y muerta involucra un error considerable. En el presente trabajo, en mayo se obtuvieron para 2 transectos (5 y 8) los valores máximos de cosecha total, fecha para la cual de acuerdo a las suposiciones hechas por este método se debieron de haber obtenido los valores mínimos. Igualmente, en los transectos 3 y 10 los valores mínimos de cosecha total se obtuvieron en agosto. En esta situación además de intervenir el error asociado a las estimaciones de necromasa, tiene que ver el hecho de que en las épocas de mayor producción también se encuentra a su máximo la descomposición del material muerto, de manera

	MARZO	MAYO	AGOSTO	OCTUBRE	ENERO	DIFERENCIAL (max - min)	
1	20.90	15.91	14.97	28.29	12.188	16.10	oct-en
2	25.28	21.10	24.64	28.63	23.21	7.53	oct-may
3	58.69	40.87	37.72	127.38	93.62	89.66	oct-ag
4	61.11	37.56	44.04	105.699	93.91	68.14	oct-may
5	104.29	124.13	120.17	101.42	88.33	35.80	may-en
6	53.68	63.41	82.94	74.87	62.26	29.26	ag-mar
7	116.39	149.43	154.94	153.05	131.43	38.55	ag-mar
8	42.06	73.58	52.217	52.57	45.10	31.52	may-mar
9	-	280.16	302.85	380.74	233.22	147.52	oct-en
10	-	96.47	88.589	116.71	95.76	116.71	oct-ag

Cuadro 9. Valores de Cosecha Total por Transectos y Fechas y Estimaciones de Producción Herbácea Estacional de Acuerdo a los Valores Máximo y Mínimo (g/m²).

que el tiempo para el cual se observa la mayor cosecha total (la cual incluye tanto la biomasa como el material muerto) puede no coincidir con el correspondiente a la máxima biomasa. Al final de la estación seca, gran parte del material vivo producido durante el año anterior se encuentra como material muerto, y de éste la cantidad que se ha perdido por descomposición es relativamente poca. De esta forma, el material vivo que se encuentra ausente en esta fecha se compensa en parte con la mayor cantidad de material muerto. Durante la época de mayor producción ocurre lo contrario, ya que la necromasa desaparece rápidamente. Por tanto, aunque es lógico esperar que el valor pico de cosecha total se alcance en algún momento a lo largo de la estación de crecimiento, el momento preciso dependerá del período de mayor producción propio de las especies dominantes y de la dinámica de descomposición del material muerto. De cualquier manera, las estimaciones obtenidas por este método es lógico esperar que sean subestimaciones del valor de producción real.

Esto se debe a que las diferencias provocadas por los incrementos en la biomasa, podrán verse disminuidas por los cambios ocurridos en el material muerto. De hecho esto es lo que se observa en todos los transectos con excepción del 10 (Cuadros 8, 9 y 10).

	SUMA DE INCREMENTOS	VALOR MAXIMO DE BIOMASA
1	17.32	17.84
2	21.89	22.9
3	99.42	99.9
4	94.35	96.7
5	71.53	75.3
6	51.63	53.9
7	117.03	122.91
8	36.57	38.27
9	167.79	178.32
10	59.06	62.98

Cuadro 10. Estimaciones de Producción Herbácea Considerando la Suma de Incrementos en la Biomasa y los Valores Máximos de Esta (g/m²).

6.4.3. Estimaciones de Producción Considerando la Biomasa o Material Verde.

En 6 de los 10 sitios (transectos 2, 4, 5, 6, 7 y 8) la producción estacional total obtenida considerando el valor máximo de biomasa (Cuadro 5) representa del 88 al 105% de la producción estimada por el método de Wiegert y Evans. En los otros 4 sitios (transectos 1, 3, 9 y 10) constituye del 52 al 75%. Excluyendo al transecto 9, la máxima biomasa observada representa en conjunto el 86% del total estimado por el método de Wiegert y Evans. Dependiendo de los sitios la mortalidad parece tener una importancia desigual en las estimaciones de producción. Sin embargo, los sitios en donde se obtuvieron las mayores estimaciones de mortalidad (transectos 1, 3, 9 y 10) son muy heterogéneos. Esto sugiere que las diferencias en mortalidad observadas entre los distintos sitios se deben en buena parte al error del muestreo.

Probablemente la mortalidad más relevante para las estimaciones de producción: la que ocurre al mismo tiempo que se lleva a cabo el incremento en biomasa, se encuentra alrededor del promedio que se obtiene considerando todos los transectos menos el nueve, es decir, aproximadamente un 14% de la producción total o estacional.

Las estimaciones de producción obtenidas considerando los incrementos positivos en la biomasa (Cuadro 10) resultan

un poco menores a las correspondientes al máximo valor de material vivo, la diferencia la constituye la pequeña cantidad de biomasa existente en mayo, al inicio de la estación de crecimiento, esta diferencia parece demasiado pequeña para ser relevante.

Los valores de producción para "La Michilfa" se obtuvieron compensando la utilización o herbivoría, sin embargo, como se discute más adelante, las estimaciones de consumo probablemente son inferiores a la utilización real ocurrida. De esta manera, los valores de producción para los sitios que estuvieron sujetos a pastoreo más intenso (transectos 3, 4 y 7) tal vez subestimen en alguna proporción la producción ocurrida. Considerando la biomasa estimada en los sitios bajo pastoreo ligero y nulo la magnitud del error probablemente no exceda el 20% de los valores reportados.

De cualquier manera, las estimaciones para los sitios de pastizal en "La Michilfa" concuerdan con valores reportados para sitios similares en precipitación y temperatura (Cuadro 11). Debe tenerse en cuenta que los valores obtenidos no pueden considerarse representativos del promedio de producción a largo plazo, las fluctuaciones interanuales de la precipitación especialmente grandes en las zonas áridas y semiáridas, determinarán que la producción también muestre variaciones.

		PRECIPITACION MEDIA ANUAL	TEMPERATURA MEDIA ANUAL	PRODUCCION AEREA NETA	REFERENCIA
		(mm)	(°C)	(g/m ² /año)	
St. Louis	Senegal	400	24.1	60	Bourliere y Hadley, 1970 ⁺⁺
Bison	U.S.A.	403	14.3 ⁺	194 - 541	Singh, Lauenroth y Steinhorst, 1975
Pantex	U.S.A.	408	17.6	141 - 607	Singh, Lauenroth y Steinhorst, 1975
Long Valley	U.S.A.	410	9.2	250	Larson y Whitman, 1942 ⁺⁺
Mishmar	Israel	466	20.6	162	Ofer y Seligman, 1969 ⁺⁺
Boulder	U.S.A.	470	11.8	298	Moir, 1969 ⁺⁺
San Joaquin	U.S.A.	484	15.3	224	Duncan y Woodmansee, 1975 ⁺⁺
Amarillo	U.S.A.	499	14.9	257	I B P ⁺⁺
Cottonwood	U.S.A.	500	16.0 ⁺	196 - 479	Singh, Lauenroth y Steinhorst, 1975
Chipinda-Pools	Rhodesia	500	20 - 30	121.9	Kelly y Walker, 1976.
Michilfa	México	450 - 500 ⁺⁺⁺	11.9	71.5 - 345	Este trabajo
Santa Rita	U.S.A.	503	18.0	144	Freeman y Humprey, 1956 ⁺⁺
Shabani	Rhodesia	541	20.7	145	Bourliere y Hadley, 1970 ⁺⁺
Dakota del Sur	U.S.A.	549	6.3	179	Ode, Tieszen y Lemman, 1980
Zeerust	Suráfrica	601	18.4	92	Bourliere y Hadley, 1970 ⁺⁺
Udaipur Rajasthan	India	764	24.5	177	Vyas, 1975 ⁺⁺

117

+ Temperatura media de la Estación de crecimiento
 ++ Datos tomados de W. K. Lauenroth, 1979
 +++ Precipitación anual en 1980

CUADRO 11. Estimaciones de Producción Herbácea Anual en Pastizales de Diversas Partes del Mundo, Incluyendo los Valores Obtenidos en el Presente Trabajo.

6.4.4 Recrecimiento.

Es de particular interés considerar la asociación existente entre los resultados del recrecimiento y los obtenidos por los demás métodos, ya que los dos conjuntos de datos provienen de muestras independientes. Los coeficientes de correlación muestran de manera clara que el único método no asociado significativamente con el recrecimiento es el que se basa en las diferencias observadas en la cosecha total (Cuadros 12 y 13). Considerando los resultados obtenidos por los demás métodos, por esta técnica se obtienen valores muy disímiles en 5 de los 10 transectos (2, 5, 6, 7 y 10). Singh, Laurenroth y Steinhorst (1975) encontraron resultados similares cuando analizaron las relaciones existentes entre diferentes métodos utilizados en la estimación de la producción aérea en pastizales de los Estados Unidos. Estos autores encontraron que el método que estima la producción neta por la suma de los incrementos positivos en la cosecha total (incluyendo el mantillo) fue el que mostró los resultados más disímiles entre todos los métodos analizados. Concluyen que las estimaciones obtenidas de esta manera son muy imprecisas debido a la variabilidad asociada a las estimaciones del mantillo. Esto lo comprobaron por la gran diferencia encontrada entre las estimaciones cuando consideraban a los incrementos positivos en la cosecha total con o sin criterios de significancia estadística.

	No. DE TRANSECTO	RECRECIMIENTO	WIEGERT Y EVANS 1	COSECHA TOTAL MAXIMA — COSECHA TOTAL MINIMA 2	SUMA DE INCREMENTOS EN LA BIOMASA 3	MAXIMA BIOMASA ESTIMADA 4
	9	--	345.3	147.52	167.79	178.3
	7	139.53	127.6	38.55	117.03	122.9
SITIOS DE PASTIZAL	3	93.49	132.2	89.66	99.42	99.95
	4	106.64	101.23	68.14	94.35	96.71
	5	105.98	71.53	35.80	71.53	75.28
	10	—	97.9	116.71	59.06	62.9
	6	65.24	61.21	29.96	51.63	53.9
SITIOS DE BOSQUE	8	65.56	41.91	31.52	36.57	38.3
	2	8.32	24.46	7.53	21.89	22.9
	1	17.63	27.80	16.10	17.32	17.84

CUADRO 12 . Estimaciones de Producción Herbácea Anual según los Diferentes Métodos Utilizados (g/m²).

	RECRECIMIENTO		GRADOS DE LIBERTAD
1. WIEGERT Y EVANS	0.86	$p < 0.01$	7
2. (COSECHA TOTAL MAXIMA) - (COSECHA TOTAL MINIMA)	0.62	$p > 0.05$	7
3. SUMA DE INCREMENTOS EN LA BIOMASA	0.93	$p < 0.01$	7
4. MAXIMA BIOMASA	0.94	$p < 0.01$	7

CUADRO 13. Coeficientes de Correlación entre los Valores de Recrecimiento Total y las Estimaciones de Producción Anual según los Restantes Métodos Utilizados.

Resulta interesante que el recrecimiento muestre una correlación tan alta con los métodos 1, 3 y 4, a pesar de que se utilizaron pocas muestras para determinarlo: 2 metros cuadrados por transecto. En 3 transectos (4, 6 y 7) los valores de recrecimiento fueron prácticamente iguales a las estimaciones de producción obtenidas por el método de Wiegert y Evans (Cuadro 12). En los transectos 1, 2 y 3 el recrecimiento representó el 62%, 24% y 69% de la producción estimada por el método de Wiegert y Evans, y en los transectos 5 y 8 el recrecimiento fue mayor en un 48% y 47% respectivamente. Dado que los cortes para medirlo fueron hechos hasta el nivel del suelo, es de esperarse que las plantas para recrecer hayan utilizado parte de las reservas almacenadas en los órganos subterráneos, lo cual significa que la biomasa cortada a un tiempo no representa exclusivamente la nueva asimilación realizada por la planta y ubicada en las parte aéreas, esto explicaría los resultados en los que se obtuvieron valores de recrecimiento mayores a la producción estimada en los transectos. El recrecimiento observado para las gramíneas perennes en general fue mayor al obtenido para las demás especies, aunque frecuentemente se observaron plántulas de hierbas anuales en las áreas de recorte.

Las correlaciones entre los valores de recrecimiento y las estimaciones obtenidas por los métodos basados exclusivamente en la biomasa fueron sumamente altas y en 5

transectos (2, 3, 4, 6 y 7) los valores mostraron muy poca diferencia (Cuadro 12). Esto sugiere que la cantidad de biomasa que puede recrecer en un sitio es muy similar al valor máximo de biomasa que se desarrolla en esa misma área bajo condiciones de no perturbación (Figura 22). El daño provocado a las plantas al cortar toda la biomasa aérea de un sitio se compensó por la traslocación de reservas de los órganos subterráneos y por el desarrollo de plántulas que bajo una cobertura normal no hubieran crecido en la misma cantidad.

Para los periodos secos se obtuvieron valores de recrecimiento positivos: octubre-enero, enero-marzo y marzo-mayo. La biomasa cortada fue disminuyendo conforme se agudizó el periodo de sequía (Cuadro 14). Estas pequeñas diferencias existentes entre los valores da una prueba de la sensibilidad de esta técnica como indicador del crecimiento ocurrido en los sitios. Parece ser que la capacidad para traslocar nutrientes propia de las especies perennes, se limita muy directamente por las condiciones ambientales. No es posible asegurar que la biomasa recrecida en estos periodos se corresponda con el valor de producción neta ocurrida, es posible que buena parte de ese crecimiento se haya debido a una traslocación de carbohidratos provenientes de los órganos de reserva, aunque también el desarrollo de plántulas durante esos periodos hace suponer

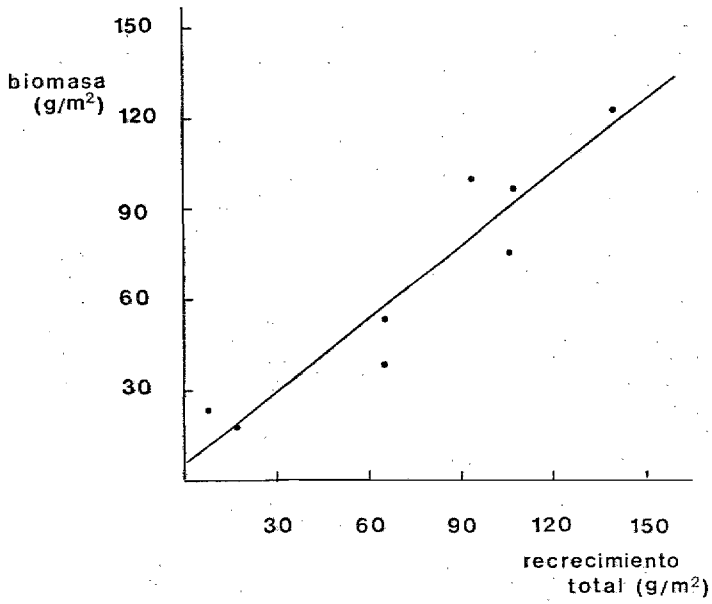


FIGURA 22. RELACIÓN ENTRE LOS MÁXIMOS VALORES DE BIOMASA, Y EL RECRECIMIENTO TOTAL EN 8 DE LOS 10 SITIOS ESTUDIADOS.

PERIODO	TRANSECTO	1	2	3	4	5	6	7	8	
ENERO-MARZO	Area 1	0.18	0.34	3.28	5.67	5.5	1.70	0.63	3.6	
	Area 2	0.25	0.20	2.91	3.67	3.17	2.71	9.36	0.7	
	\bar{x}	0.215	0.27	3.09	4.67	4.11	2.20	4.99	2.15	$\bar{x} = 2.71$
MARZO-MAYO	Area 1	0.0	0.28	0.12	1.96	0.33	1.19	0.77	0.8	
	Area 2	0.0	0.0	0.33	0.63	0.0	0.58	2.19	0.19	
	\bar{x}	0.0	0.14	0.22	1.29	0.16	0.88	1.48	0.499	$\bar{x} = 0.58$
MAYO-AGOSTO	Area 1	6.67	3.47	70.13	30.53	47.51	39.16	62.58	29.54	
	Area 2	22.91	5.20	27.14	33.15	33.16	48.38	66.75	53.83	
	\bar{x}	14.79	4.33	48.63	31.84	40.33	43.77	64.66	41.68	$\bar{x} = 36.25$
AGOSTO-OCTUBRE	Area 1	0.72	0.27	43.98	49.87	39.11	11.73	65.21	5.72	
	Area 2	3.64	1.53	22.90	75.35	69.14	14.71	40.36	11.52	
	\bar{x}	2.18	0.90	33.44	62.61	54.125	13.22	52.78	17.24	$\bar{x} = 29.56$
OCTUBRE-ENERO	Area 1	0.23	1.61	7.95	7.02	5.37	4.34	12.80	5.08	
	Area 2	0.66	3.75	8.28	5.44	9.15	6.01	18.45	2.93	
	\bar{x}	0.44	2.68	8.11	6.23	7.26	5.17	15.62	4.00	$\bar{x} = 6.18$

Cuadro 14. Recrecimiento, Biomasa Cosechada en los Transectos para los Periodos Mencionados (g/m²).

	ENERO-MARZO	MARZO-MAYO	MAYO-AGOSTO	AGOSTO-OCTUBRE	OCTUBRE-ENERO	TOTAL ESTACIONAL
1	0.215	0.0	14.8	2.18	0.44	17.63
2	0.27	0.14	4.33	0.90	2.68	8.32
3	3.09	0.22	48.63	33.44	8.11	93.49
4	4.67	1.29	31.84	62.61	6.23	106.64
5	4.11	0.16	40.33	54.12	7.26	105.98
6	2.20	0.88	43.77	13.22	5.17	65.24
7	4.99	1.48	64.66	52.78	15.62	139.53
8	2.15	0.49	41.68	17.24	4.0	65.56

CUADRO 15. Valores de Recrecimiento por Transectos y Fechas y Total Estacional (g/m²).

que es posible mantener un mínimo de producción neta. En el mejor de los casos, en estas temporadas secas para las cuales se obtuvo una producción de cero según el método de Wiegert y Evans, los valores de recrecimiento se podrían considerar como límites máximos para la producción neta ocurrida en el periodo.

Los valores de recrecimiento se asocian significativamente con todos los valores de biomasa obtenidos para sus periodos correspondientes (Cuadro 16). Los resultados presentados demuestran la sensibilidad del recrecimiento como un indicador de la potencialidad productiva de los sitios. Esto es de considerable interés metodológico ya que medir el recrecimiento es mucho más fácil que obtener los datos de biomasa, esto implica el separar el material verde del muerto lo cual es un trabajo laborioso y tardado. Esta facilidad con la que se mide el recrecimiento permite además aumentar sustancialmente el número de muestras, mejorando por lo tanto la precisión de los resultados.

6.5 La Producción Herbácea en Relación a Factores Ambientales.

6.5.1 Densidad Absoluta de Árboles y Área Basal.

Los sitios de bosque estudiados muestran variaciones en cuanto a la densidad absoluta de árboles (Cuadro 17). Aunque en los muestreos se distinguieron dos categorías de tamaño, estimándose una distancia media para

PERIODO RECRECIMIENTO	BIOMASA	r	P	GRADOS DE LIBERTAD
ENERO-MARZO 1980	MARZO 1980	0.92	< 0.01	7
MARZO-MAYO 1980	MAYO 1980	0.68	< 0.05	7
MAYO-AGOSTO 1980	AGOSTO 1980	0.78	< 0.05	7
AGOSTO-OCTUBRE 1980	OCTUBRE 1980	0.87	< 0.01	7
OCTUBRE-ENERO 1980-1981	ENERO 1981	0.84	< 0.01	7

CUADRO 16. Coeficientes de Correlación entre los Valores de Recrecimiento y la Biomasa para los Periodos y Fechas Indicadas. Los Valores Involucrados Corresponden a los Cuadros 5 y 14.

TRANSECTO	DENSIDAD ABSOLUTA	AREA BASAL MEDIA
1	8.146	240.56
2	5.33	207.45
6	3.54	376.71
8	3.79	371.52
10	3.63	345.12

CUADRO 17. Estimaciones de Densidad Absoluta de Arboles (Individuos/100 m²) y Area Basal Media (cm²) para los Transectos de Bosque.

cada una de éstas, en el análisis se utilizó la densidad de árboles totales sumando los valores obtenidos para las dos clases. Los transectos 1 y 2 con los valores más altos de densidad tienen la menor área basal media (Cuadro 17). Seguramente la mayor competencia existente en estos sitios provoca que los individuos se vean afectados en su desarrollo. La relación inversa existente entre la densidad de individuos en una asociación y el peso medio de los mismos es un hecho bien conocido en especies herbáceas. En árboles, la correlación negativa se ha encontrado entre la densidad de individuos y el volumen medio de los mismos o su diámetro a la altura del pecho (Harper, 1977).

En los sitios de alta densidad de árboles (1 y 2), el suelo tiene una capacidad de intercambio catiónico significativamente inferior a la existente en los demás transectos (Cuadro 18). Este suelo pobre en su capacidad de retención de nutrientes mostró los valores más bajos de biomasa máxima estimada (Cuadro 10). Los transectos 1 y 2 también presentan pendientes de moderadas a relativamente pronunciadas (Ver descripción de los sitios). Esto puede ocasionar que el suelo tenga una capacidad para retener humedad menor a la existente en los sitios planos. El escaso desarrollo del estrato herbáceo en los transectos 1 y 2 parece deberse a la acción conjunta tanto de una mayor competencia ejercida por el estrato arbóreo como a

una limitada disponibilidad de nutrientes por el tipo de suelo.

Para los diez transectos estudiados la relación encontrada entre la densidad absoluta de árboles y la máxima biomasa alcanzada por el estrato herbáceo se muestra en la Figura 23. Aunque el ajuste obtenido es significativo ($r = 0.94$; $p = 0.0002$) sugiriendo un efecto directo del mayor número de árboles sobre la producción herbácea, la baja producción en los sitios 1 y 2 es también provocada por el efecto edáfico antes mencionado. Para conocer mejor la relación existente entre el estrato arbóreo y el sotobosque sería conveniente considerar un mayor número de sitios, procurando evitar al máximo la variación en las propiedades del suelo. En los sitios 6, 8 y 10 la comunidad se organiza aparentemente hacia una mayor equitabilidad entre la importancia del estrato herbáceo y el arbóreo, ya que la producción del primero es claramente superior a la de los sitios 1 y 2 (Cuadro 10). Sin embargo, la biomasa de los árboles se distribuye de manera diferente ya que disminuye apreciablemente la densidad de árboles pero aumenta el área basal media de éstos. Posiblemente, el aumento en la cantidad de nutrientes disponibles (el cual se infiere por la significativa mayor capacidad de intercambio catiónico del suelo (Cuadro 18)) es el factor más importante que explica la mayor producción del estrato herbáceo. Esto a su vez, posiblemente es un factor

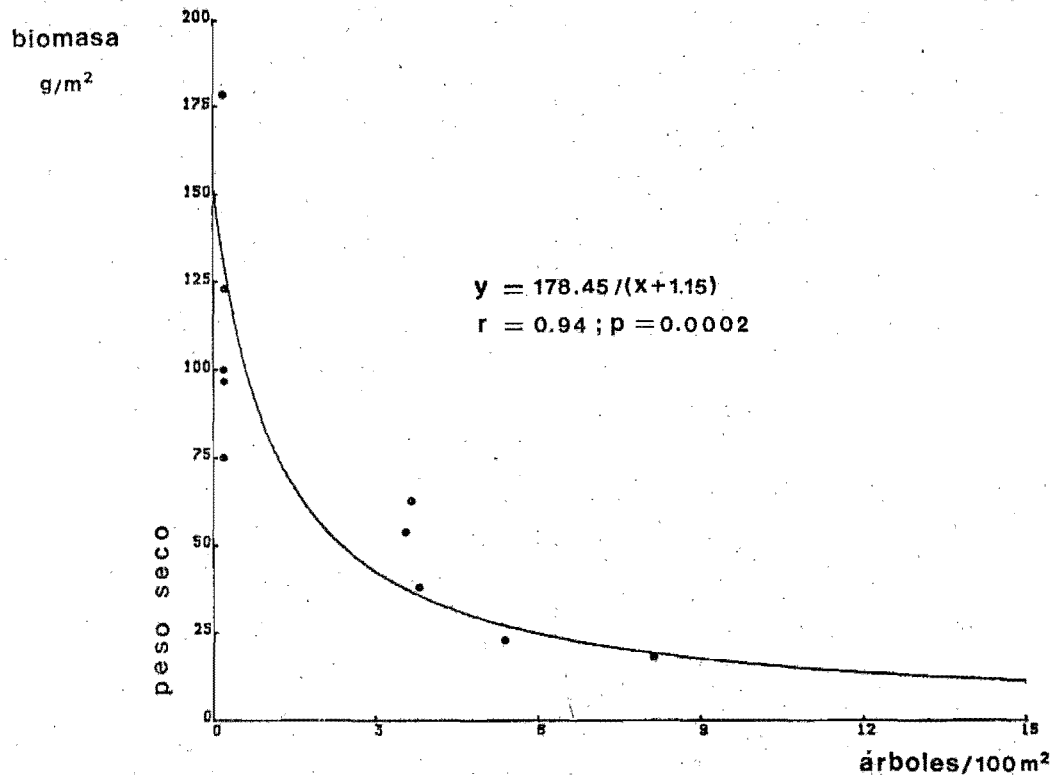


FIGURA 23. RELACIÓN ENTRE LOS VALORES MÁXIMOS DE BIOMASA HERBÁCEA Y LA DENSIDAD ABSOLUTA DE ARBOLES EN LOS SITIOS.

limitante de importancia para las especies arbóreas en cuanto al número de individuos que puedan establecerse. Sin embargo, es posible que una vez superada una etapa crítica en la implantación del nuevo árbol (la fase desde la germinación hasta el establecimiento de la plántula) éste podrá desarrollarse más vigorosamente que bajo las condiciones de mayor densidad encontradas en los transectos 1 y 2. Seidel (1979) encontró evidencias concernientes a la competencia que se establece entre las especies herbáceas y las plántulas de los árboles. Este autor estudió la regeneración de árboles en sitios aclareados con diferentes condiciones ambientales. Seidel encontró un menor éxito de regeneración en sitios con mayor abundancia de pastos. En los sitios estudiados en "La Michilfa", aparentemente en el suelo con menor capacidad de intercambio catiónico los árboles poseen ventajas competitivas sobre las especies herbáceas, siendo los primeros más eficientes en la captación de nutrientes, incluso durante los primeros estadios del desarrollo. En el presente trabajo aunque no se estimó la cobertura del estrato arbóreo se plantea que ésta se correlaciona positivamente con la densidad de árboles más que con el área basal media y que su efecto depresivo sobre la producción herbácea se adiciona al provocado por la competencia al nivel de las raíces.

De la discusión anterior se plantean, además, las siguientes hipótesis:

- 1) El desarrollo del estrato herbáceo se ve limitado fundamentalmente por la cantidad de nutrientes en el suelo.
- 2) Una vez establecido un estrato arbóreo maduro la competencia por nutrientes entre éste y la vegetación herbácea es menor que la existente entre árboles vecinos.

6.5.2 Suelo.

En el Cuadro 18 aparecen los resultados de los análisis practicados a las muestras de suelo. Estas se tomaron en 8 de los 10 sitios estudiados.

Todos los transectos presentan un pH ácido que fluctúa entre 3.8 y 6.8. La acidez cambiante presenta valores inferiores en el rango de 3.8 a 5.7. Estos resultados concuerdan con los valores de pH reportados por Martínez y Saldivar (1978) para algunos sitios de "La Michilía". Los porcentajes de materia orgánica son bajos en algunos pozos, aunque en otros, sobre todo en sitios de bosque, aumentan considerablemente. Es probable que al estar distribuida la hojarasca heterogéneamente dado que el bosque es más bien abierto, la materia orgánica en el suelo sigue este mismo patrón amanchonado.

No. de Transecto	Vegetación	Roca Madre	No. de Pozo y Profundidad (cm)	(Clave)		(Color)		(Interpretación)		Arena %	Limo %	Arcilla %	Clase Textural	pH, H ₂ O, KCl dest.	% de Materia Orgánica	C.I.C.T. m.eq./100g		
				Seco	Húmedo	Seco	Húmedo	Seco	Húmedo									
1	Bosque de <i>Quercus</i> sp. <i>Q. rugosa</i> , <i>Quercus</i> sp. <i>Q. sideroxylla</i> y <i>Pinus chihuahuana</i>	Riolita	1 (0-20)	7.5 YR; 6/4	7.5 YR; 4/4	Café claro	Café oscuro	36.04	42.64	21.32	Migajón	5.5	4.2	1.96	4.77			
			1 (20-40)	5 YR; 6/3	5 YR; 3.5/4	Café rojizo claro	Café rojizo	36.13	36.33	27.54	Migajón arcilloso	5.2	3.9	1.03	6.76			
			1 (40-60)	5 YR; 5/6	5 YR; 3/4	Rojo amarillento	Café rojizo oscuro	28.29	60.91	10.80	Migajón limoso	5.3	3.8	0.4	8.16			
			1 (60-80)	5 YR; 7/4	5 YR; 4/3	Rosa	Café rojizo	38.79	31.92	29.29	Migajón arcilloso	6.2	5.1	1.35	8.53			
			2 (0-20)	2.5 YR; 5/2	5 YR; 3/4	Rojo débil	Café rojizo oscuro	53.07	39.71	7.22	Migajón arenoso	5.2	3.9	6.35	5.7			
			2 (20-40)	7.5 YR; 6/4	7.5 YR; 3/4	Café claro	Café oscuro	40.08	40.49	19.42	Migajón	4.7	3.7	4.80	6.16			
			3 (0-20)	2.5 YR; 6/2	5 YR; 4/2	Rojo pálido	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	6.1	5.3	4.26	8.06			
			3 (20-40)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
			3 (40-60)	2.5 YR; 6/4	5 YR; 4/4	Café rojizo claro	Café rojizo	28.98	58.71	12.31	Migajón limoso	6.5	5.9	.47	9.41			
			3 (60-80)	7.5 YR; 6/4	7.5 YR; 4/6	Café claro	Café oscuro	27.58	37.70	34.72	Migajón arcilloso	6.8	5.7	.24	8.96			
			2	Bosque de <i>Q. praeco</i> <i>Quercus</i> sp. y <i>Q. chihuahuensis</i>	Riolita	1 (0-20)	5 YR; 4/6	2.5 YR; 3/4	Rojo amarillento	Café rojizo oscuro	38.47	33.84	27.69	Migajón arcilloso	5.8	4.3	0.84	5.25
						1 (20-40)	2.5 YR; 4/8	2.5 YR; 3/6	Rojo	Rojo oscuro	39.58	34.11	26.31	Migajón	5.4	4.2	0.87	5.25
1 (40-60)	5 YR; 5/8	5 YR; 3/4				Rojo amarillento	Café rojizo oscuro	27.03	46.91	26.06	Migajón	5.7	4.2	0.33	10.26			
1 (60-80)	5 YR; 5/8	5 YR; 4/6				Rojo amarillento	Rojo amarillento	36.87	42.56	20.57	Migajón	5.6	4.1	0.33	11.61			
2 (0-20)	5 YR; 5/4	5 YR; 3/3				Café rojizo	Café rojizo oscuro	37.63	40.54	21.83	Migajón	5.1	3.9	1.77	7.1			
2 (20-40)	5 YR; 5/4	5 YR; 3/4				Café rojizo	Café rojizo oscuro	34.16	41.99	23.85	Migajón	5.2	3.8	0.81	3.29			
2 (40-60)	7.5 YR; 6/4	7.5 YR; 4/6				Café claro	Café oscuro	34.04	42.06	23.90	Migajón	5.7	3.9	0.34	4.50			
3 (0-20)	2.5 YR; 5/4	5 YR; 3/3				Café rojizo	Café rojizo oscuro	37.13	47.90	14.97	Migajón	5.2	3.8	1.76	6.32			
3 (20-40)	2.5 YR; 6/4	5 YR; 3/4				Café rojizo claro	Café rojizo oscuro	32.75	34.30	32.94	Migajón arcilloso	5.6	4.3	1.01	6.63			
3 (40-60)	5 YR; 6/4	2.5 YR; 3/6				Café rojizo claro	Rojo oscuro	39.66	41.18	19.16	Migajón	5.7	4.3	0.89	5.10			
3 (60-80)	5 YR; 7/4	5 YR; 5/6				Rosa	Rojo amarillento	39.88	40.48	19.64	Migajón	5.8	4.5	0.60	8.0			
3	Pastizal de <i>Muhlenbergia rigida</i> , <i>M. minutissima</i> y <i>Rottoloua gracilis</i>	Basalto				1 (0-20)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 3/4	Café rojizo oscuro	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	-	6.3	4.8	2.11
			2 (0-20)	5 YR; 4/4	5 YR; 3/2	Café rojizo	Café rojizo oscuro	33.34	48.14	18.52	Migajón	6.05	5.0	3.11	19.17			

Cuadro 18. Resultados de los análisis de suelo.

No. de Transecto	Vegetación	Roca Madre	No. de Bozo y Profundidad (cm)	(Clave) Seco	(Color) Húmedo	(Interpretación) Seco	Húmedo	Arena %	Limo %	Arcilla %	Clase Textural	pH, H ₂ O, KCl deSt.	% de Materia Orgánica	C.I.C.T. m.eq./100g			
4	Pastizal de <i>Muhlenbergia rigida</i> , <i>M. minutissima</i> y <i>Bouteloua gracilis</i>	Basalto	3 (0-20)	5 YR; 4/6	5 YR; 3/2	Rojo amarillento	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	6.3 5.0	3.70	15.92			
			3 (20-40)	7.5 YR; 4/6	5 YR; 3/2	Café	Café rojizo oscuro	37.89	35.20	26.91	Migajón	6.03 4.8	2.90	14.89			
			3 (40-60)	5 YR; 4/4	5 YR; 3/2	Café rojizo	Café rojizo oscuro	39.76	33.13	27.11	Migajón arcilloso	6.4 5.2	2.03	15.15			
			1 (0-20)	2.5 YR; 3/6	2.5 YR; 2.5/4	Rojo oscuro	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	-	5.8 4.5	-	16.20		
			1 (20-40)	5 YR; 4/4	5 YR; 3/2	Café rojizo	Café rojizo oscuro	27.97	56.94	15.09	Migajón limoso	6.3 5.1	-	-	16.26		
			2 (0-20)	5 YR; 3/4	5 YR; 3/2	Café rojizo oscuro	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	-	6.2 5.1	-	14.05		
			2 (20-40)	5 YR; 4/6	5 YR; 3/2	Rojo	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	-	5.8 4.3	-	19.30		
			3 (0-20)	5 YR; 4/4	5 YR; 3/2	Café rojizo	Café rojizo oscuro	-	-	-	-	-	6.1 4.6	-	18.48		
			3 (20-40)	5 YR; 4/4	2.5 YR; 3/4	Café rojizo	Café rojizo oscuro	31.82	28.66	39.52	Migajón arcilloso	6.0 4.7	-	-	20.06		
			5	Pastizal de <i>M. rigida</i> , <i>Aristida arizonica</i> y <i>A. divaricata</i>	Basalto (Residual)	1 (0-20)	5 YR; 4/4	5 YR; 3/2	Café rojizo	Café rojizo oscuro	72.07	16.39	11.54	Arena migajosa	6.1 5.3	0.83	9.84
						1 (20-40)	5 YR; 4.5/2	10 YR; 3/2	Gris rojizo oscuro	C. grisáceo muy os.	35.26	38.73	26.01	Migajón	5.5 5.1	0.82	11.73
						1 (40-60)	2.5 YR; 5/2	2.5 YR; 5/2	Rojo débil	Rojo débil	29.66	12.93	57.41	Arcilloso	5.7 4.5	0.55	30.54
1 (60-80)	5 YR; 6/2	5 YR; 5/1				Gris rosado	Gris	17.18	19.20	63.62	Arcilloso	6.1 5.2	0.52	34.58			
2 (0-20)	5 YR; 3/4	5 YR; 3/2				Café rojizo oscuro	Café rojizo oscuro	29.72	43.95	26.43	Arcilla migajosa	5.4 5.0	2.58	17.18			
2 (20-40)	2.5 YR; 3/5	10 YR; 3/2				Café rojizo oscuro	Rojo oscuro	35.74	40.31	23.95	Migajón	5.9 5.2	1.94	17.32			
2 (40-60)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 3/4				Café rojizo oscuro	Café rojizo oscuro	43.82	36.39	19.28	Migajón	5.8 5.4	1.06	18.20			
2 (60-80)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 3/2				Café rojizo oscuro	Rojo oscuro	45.49	28.70	25.81	Migajón	5.9 5.3	0.78	24.70			
3 (0-20)	5 YR; 4/6	5 YR; 3/3				Rojo amarillento	Café rojizo oscuro	40.04	37.39	22.07	Migajón	5.6 4.9	2.77	12.02			
3 (20-40)	5 YR; 5/8	5 YR; 4/4				Rojo amarillento	Café rojizo	41.53	38.17	20.29	Migajón	5.4 5.0	1.40	10.78			
6	Bosque de <i>Q. chihuahuensis</i> , <i>Quercus</i> sp., <i>Q. sideroxyia</i> y <i>Pinus engelmannii</i>	Basalto				1 (0-20)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 2.5/2	Café rojizo oscuro	Rojo muy oscuro	53.03	25.01	21.96	Arena arcilloso-mig.	4.9 -	1.32	14.15
						1 (20-40)	5 YR; 4/4	2.5 YR; 3/4	Café rojizo	Café rojizo oscuro	41.72	38.99	19.29	Migajón	5.5 4.7	0.79	11.65
			1 (40-50)	2.5 YR; 3/6	10 YR; 3/4	Rojo oscuro	Rojo oscuro	57.29	21.56	21.15	Arena arcilloso-mig.	5.6 5.1	0.54	15.43			

No. de Transecto	Vegetación	Roca Madre	No. de Pozo y Profundidad (cm)	(Clave)		(Color)		(Interpretación)		Arena %	Limo %	Arcilla %	Clase Textural	pH, H ₂ O, KCl deSt.	% de Materia Orgánica	C.I.C.F. m.eq./100g
				Seco	Húmedo	Seco	Húmedo	Seco	Húmedo							
7	<u>Pastizal de Muhler-- Bergia rigida, Aristida divaricata y A. azizo-- rica</u>	Basalto (Residual)	2 (0-20)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 3/2	Café rojizo oscuro	Rojo oscuro	49.28	28.30	22.41	Arena arcilloso-mig.	5.0	4.6	1.64	9.62	
			2 (20-40)	2.5 YR; 3.5/6	10 YR; 3/4	Rojo oscuro	Rojo oscuro	55.98	25.55	18.47	Arena migajosa	5.3	4.8	1.01	14.91	
			2 (40-60)	2.5 YR; 4/4	2.5 YR; 3/4	Café rojizo	Café rojizo os.	46.66	26.86	26.47	Arena arcilloso-mig.	5.5	-	0.74	15.36	
			2 (60-70)	2.5 YR; 4/6	2.5 YR; 3/4	Rojo	Café rojizo os.	56.22	25.26	18.52	Arena migajosa	5.9	5.1	0.62	23.94	
			3 (0-20)	2.5 YR; 3.5/6	2.5 YR; 2.5/2	Rojo oscuro	Rojo muy oscuro	60.29	26.06	13.65	Arena migajosa	4.8	4.5	1.32	15.23	
			3 (20-40)	2.5 YR; 4/6	2.5 YR; 3/6	Rojo	Rojo oscuro	54.27	28.66	17.07	Arena migajosa	5.2	4.8	0.614	11.19	
			1 (0-20)	7.5 YR; 6/2	7.5 YR; 4/2	Gris rosado	Café oscuro	37.36	39.15	23.48	Migajón	4.6	4.3	1.54	7.21	
			1 (20-40)	7.5 YR; 7/2	10 YR; 5/3	Gris rojizo	Café	49.23	29.75	21.02	Migajón	4.7	4.3	3.06	8.82	
			1 (40-60)	10 R; 6/1	10 YR; 5/4	Gris rojizo	Café amarilloso	30.29	18.10	51.61	Arcilloso	4.5	4.2	0.88	22.65	
			1 (60-80)	10 R; 6/1	10 YR; 4/2	Gris rojizo	Rojo débil	34.45	7.04	56.51	Arcilloso	3.8	3.3	0.61	25.92	
			2 (0-20)	10 YR; 4/4	2.5 YR; 3/4	Café amarilloso os.	Café rojizo os.	43.0	27.65	29.35	Arcilla migajosa	5.0	4.3	2.40	10.11	
			2 (20-40)	7.5 YR; 5/4	7.5 YR; 4/4	Café	Café	34.1	10.91	55.0	Arcilloso	4.8	4.12	1.48	21.34	
8	<u>Bosque de Pinus engelmanni, Quercus sp., Q. chihuahuensis y Q. sideroxyla</u>	Basalto	3 (0-20)	5 YR; 6/3	7.5 YR; 4/2	Café rojizo claro	Café	33.15	39.43	27.42	Migajón	4.6	4.2	1.62	6.58	
			3 (20-40)	7.5 YR; 6/6	7.5 YR; 4/6	Amarillo rojizo	Café oscuro	26.27	32.37	41.36	Arcilloso	4.6	4.0	0.69	9.35	
			1 (0-20)	7.5 YR; 3/4	5 YR; 3/2	Café oscuro	Café rojizo os.	51.06	31.30	15.64	Arena migajosa	-	-	3.2	18.49	
			2 (0-20)	2.5 YR; 3/4	2.5 YR; 3/2	Café rojizo oscuro	Rojo oscuro	45.29	49.39	5.32	Arena migajosa	-	-	2.96	14.81	
			3 (0-20)	2.5 YR; 4/2	2.5 YR; 3/4	Rojo débil	Café rojizo os.	57.45	24.84	17.71	Arena migajosa	5.3	-	1.51	10.83	
			3 (20-40)	7.5 YR; 4/4	2.5 YR; 2.5/4	Café	Café rojizo os.	58.21	25.97	15.82	Arena migajosa	5.1	4.6	0.81	10.22	

Esto se puede observar en el transecto 1, en este sitio los porcentajes de materia orgánica, en el estrato más superficial (de 0 a 20 cm de profundidad) varían desde 1.96 hasta 6.35. Por otra parte, en todos los sitios es clara la disminución en el porcentaje de materia orgánica conforme se pasa a los estratos más profundos. En los transectos 3 y 4 la materia orgánica es relativamente abundante, esto se puede deber a que dada la poca profundidad del suelo la materia orgánica se concentra más en el perfil. En contraste con las características de pH y de contenido de materia orgánica las cuales no muestran variaciones importantes entre los distintos sitios, en los suelos estudiados se pueden distinguir 3 grupos diferentes con base en las siguientes propiedades.

- 1) Origen: naturaleza del material parental.
- 2) Textura.
- 3) Capacidad de intercambio catiónico total.

Por su origen los suelos estudiados se pueden dividir en las siguientes categorías:

- 1) Litosoles derivados de riolitas
(transectos 1 y 2).
- 2) Litosoles derivados de basaltos
(transectos 3, 4, 6 y 8).
- 3) Suelos residuales derivados de basaltos
(transectos 5 y 7).

Se conocen diferencias en la composición química de las riolitas y los basaltos. Estos últimos son abundantes en óxidos de magnesio, hierro y calcio y pobres en óxido de silicio y potasio. Las riolitas en cambio son abundantes en óxido de silicio, sodio y potasio y pobres en óxidos de magnesio, calcio y hierro (Watson, 1979).

Los minerales presentes en riolitas y basaltos pueden presentar también diferente sensibilidad al intemperismo. Las distintas propiedades de estas rocas determinan a su vez que los suelos derivados de ellas difieran en las características de textura, color y capacidad de retención de nutrientes.

En cuanto a textura los suelos estudiados se pueden dividir en 3 grupos: a) migajón arenoso, b) suelos limosos o francos y c) migajón arcilloso.

a) El migajón arenoso se encuentra en los transectos 6 y 8 y en los estratos superficiales de los demás sitios muestreados. En los transectos 6 y 8 se desarrolla una asociación de encino-pino con un estrato herbáceo bien desarrollado. En estos suelos el porcentaje de arena fluctúa entre el 40 y el 60%, presentan el más bajo porcentaje de arcillas y por tanto son suelos bien drenados.

b) Los suelos de migajón o francos poseen un alto porcentaje de limo: de 30 a 60%. En los sitios de bosque con esta clase textural (transectos 1 y 2) se desarrolla un estrato arbóreo relativamente denso y el sotobosque

muestra los mínimos valores de producción (Cuadro 10). Probablemente los minerales que originan este suelo son más sensibles al intemperismo, lo cual determina que la textura de éste sea más pesada que la de los suelos antes mencionados.

c) El migajón arcilloso es de origen residual ya que se formó por el acarreo de las partículas más pequeñas provenientes de las partes altas. Estos sitios soportan una vegetación de pastizal (transectos 5 y 7) y se caracterizan por presentar un porcentaje de arcillas variable de acuerdo con la profundidad, llegando hasta un 50% ó 60% en los estratos más profundos: 60 a 80 cm de profundidad. El pastizal de los sitios 3 y 4 se encuentra en un suelo muy somero el cual presenta una textura de migajón o de migajón arcilloso, similar a la encontrada en los transectos 1 y 2.

Independientemente del hecho observable de que la capacidad de intercambio catiónico aumenta conforme se pasa a los estratos más profundos, esta propiedad del suelo varía significativamente entre distintos sitios estudiados. Los suelos derivados de riolitas presentan una capacidad de intercambio catiónico total (C.I.C.T.) significativamente inferior al promedio de todas las demás muestras. En los transectos 1 y 2 el promedio es de 6.99 meq/100 g de suelo, en tanto considerando los demás sitios el promedio es de 15.9 meq/100 g. Esta diferencia probablemente se explica

por la presencia de propiedades químicas características en los minerales constituyentes de las riolitas. En éstos es posible que las partículas del complejo de intercambio presenten una menor cantidad de cargas negativas en su superficie, lo cual explicaría la menor cantidad de cationes susceptibles de asociarse a ellas. Las Figuras 24 y 25 muestran las relaciones encontradas entre la C.I.C.T. y el porcentaje de arcillas para los suelos derivados de riolitas y para los suelos derivados de basaltos. En estos últimos la correlación encontrada es significativa. Para los suelos derivados de riolitas no se observa relación entre las dos variables. Estos resultados, sin embargo, deben tomarse con reservas. En los suelos derivados de basaltos no se observa relación para las muestras que tienen un porcentaje de arcillas hasta 40%. Los puntos con un porcentaje de arcillas mayor del 50% son los que dan la significancia a la relación. Para los suelos derivados de riolitas la cantidad máxima de arcillas es de sólo 34.7%. No se puede saber que C.I.C.T. tendrán los suelos derivados de riolitas con un porcentaje de arcillas mayor al 50%. En los suelos arcillosos derivados de basaltos aumenta la C.I.C.T. debido a la mayor superficie específica de las partículas susceptibles de asociarse a los cationes. El mayor o menor contenido de materia orgánica pudo haber influido también en la capacidad de intercambio catiónico de las muestras, especialmente en el estrato de suelo superficial.

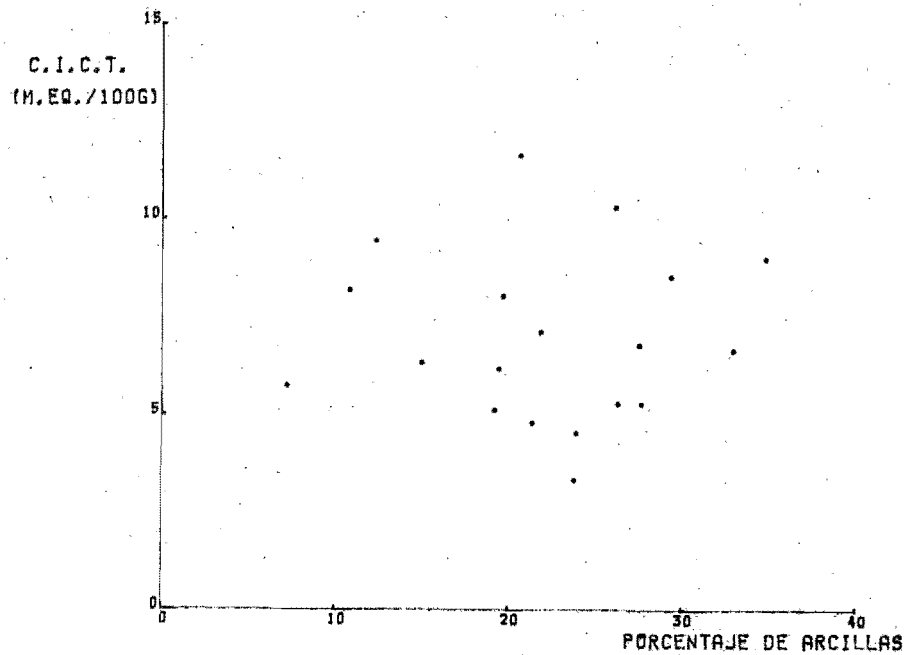


FIGURA 24. RELACIÓN ENTRE LA CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO TOTAL Y EL PORCENTAJE DE ARCILLAS PARA LOS SUELOS DERIVADOS DE RIOLITAS.

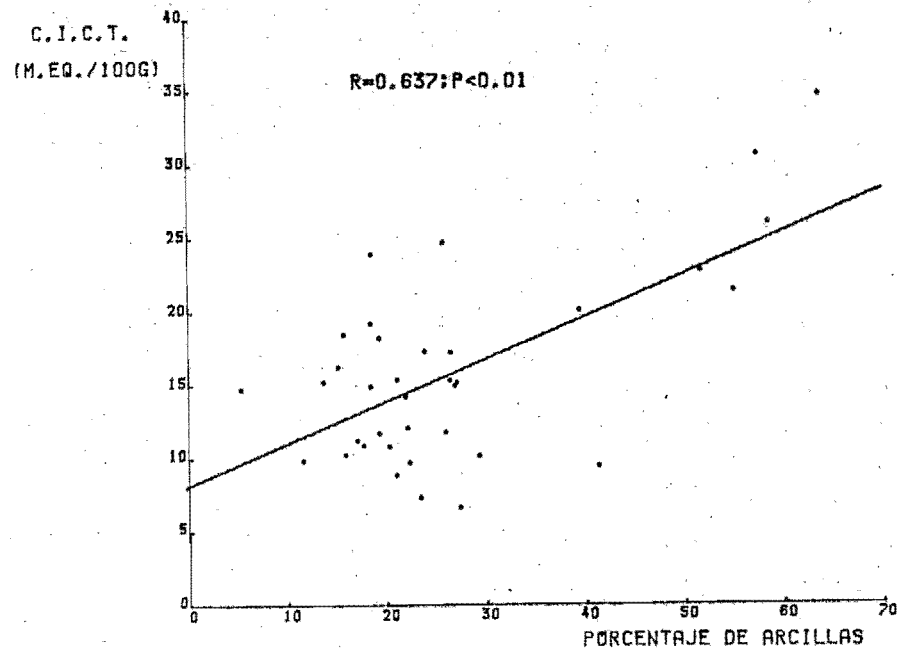


FIGURA 25. RELACION ENTRE LA CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO TOTAL Y EL PORCENTAJE DE ARCILLAS PARA LOS SUELOS DERIVADOS DE BASALTOS.

La C.I.C.T. y el porcentaje de arcillas en las muestras se asociaron significativamente con la máxima biomasa estimada en los sitios (Figs. 26 y 27). Para el caso de la C.I.C.T. la correlación obtenida ubica a la cantidad de nutrientes catiónicos en el suelo como un factor de considerable importancia en la determinación de la producción herbácea. Probablemente los suelos derivados de riolitas presentan una deficiencia en calcio y magnesio, de acuerdo a los datos de composición química mencionados anteriormente. Sin embargo, para poder elaborar un modelo explicativo más completo se tienen que considerar las variaciones en los 3 macronutrientes fundamentales: nitrógeno, fósforo y potasio. Es probable que éstos se comporten de manera similar a la C.I.C., hipótesis que quedaría por contrastar en posteriores trabajos. Redmann (1975) encontró correlaciones significativas entre el nitrógeno total y la C.I.C.T. del suelo en un estudio de producción primaria en pastizales de Dakota del Norte. Este autor también encontró correlaciones significativas entre la biomasa y el nitrógeno total en el suelo. Dada la relación entre la C.I.C.T. y la biomasa, es posible que en "La Michilfa" los macronutrientes antes mencionados guarden relaciones similares con la producción herbácea. Igualmente la humedad en el suelo tendrá que ser incluida como una variable de importancia si se quiere elaborar un modelo predictivo más completo.

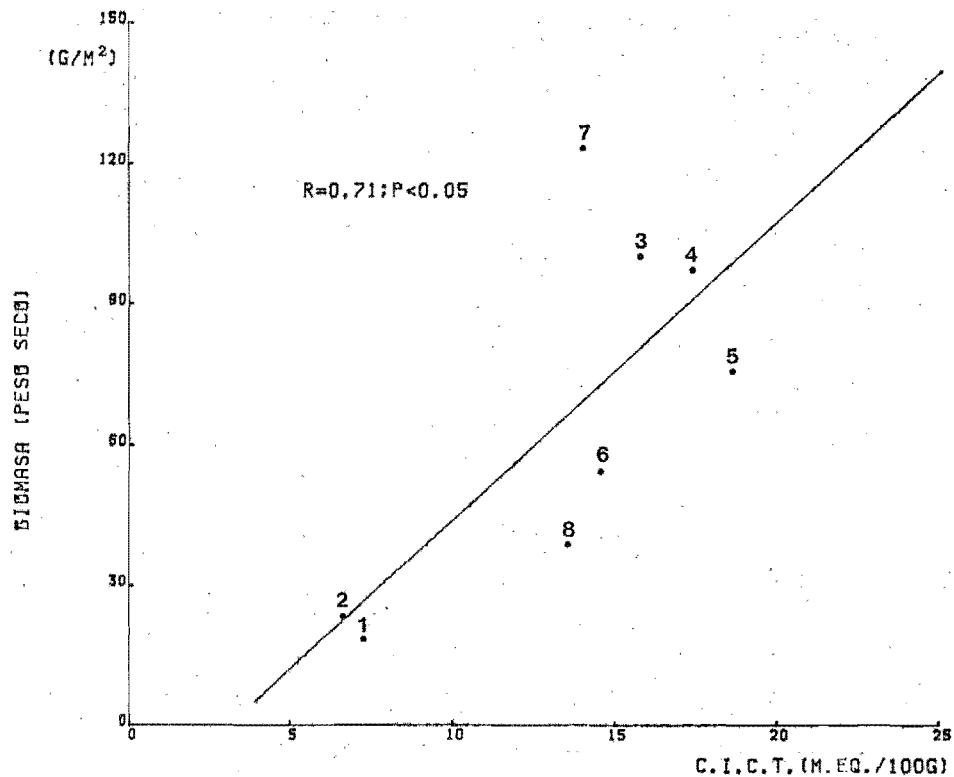


FIGURA 26. RELACIÓN ENTRE LA MÁXIMA BIOMASA HERBÁCEA Y LA CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO TOTAL DEL SUELO EN LOS SITIOS ESTUDIADOS. (LOS VALORES DE C.I.C.T. CORRESPONDEN AL PROMEDIO DE TODAS LAS MUESTRAS OBTENIDAS EN CADA TRANSECTO.)

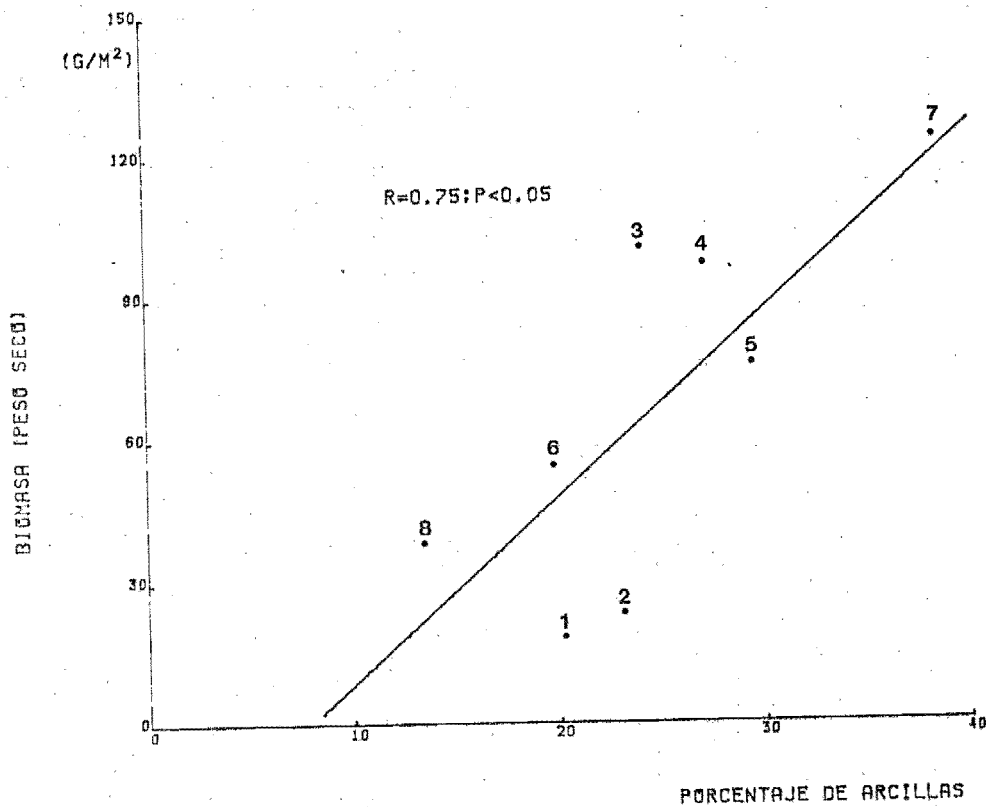


FIGURA 27. RELACIÓN ENTRE LA MÁXIMA BIOMASA HERBÁCEA Y EL PORCENTAJE DE ARCILLAS EN EL SUELO. (LOS VALORES DEL PORCENTAJE DE ARCILLAS CORRESPONDEN AL PROMEDIO DE TODAS LAS MUESTRAS OBTENIDAS EN CADA TRANSECTO).

8. Utilización o Herbivoría.

La herbivoría estimada a lo largo de la estación de crecimiento probablemente es inferior a la utilización real ocurrida. Esto se debe a que en la mayoría de los casos las observaciones se hicieron varios días después de ocurrido el consumo, y en este período intermedio pudo haber ocurrido un crecimiento. Debido a esto, la utilización estimada debe de considerarse mínima. El mayor consumo estimado en agosto (Cuadro 19) indica que para esta fecha hubo una mayor actividad del ganado en las áreas de muestreo. La cantidad de forraje removida como porcentaje de la biomasa estimada nunca excede del 10%. Si se considera la carga animal reportada para los sitios esta utilización seguramente subestima el consumo real. Sin embargo, existe la posibilidad de que el pastoreo haya sido más intenso en sitios que no fueron muestreados. En el análisis de la utilización por especie se encontró que Muhlenbergia rigida es la especie para la cual se estimó el mayor porcentaje de utilización. Esto no necesariamente refleja una preferencia en el consumo, ya que esta especie contribuye con el mayor porcentaje a la cosecha total. Las demás especies listadas en el Cuadro 20 sí pueden indicar una cierta preferencia por el ganado, ya que a excepción de Aristida spp. no son especialmente abundantes. Sin embargo, esto tendría que confirmarse en otros estudios analizando con detalle la abundancia y distribución de las especies, por el estudio

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
AGOSTO	6.1	3.3	23.1	29.4	12.7	2.4	64.6	1.0	1.1	1.0
OCTUBRE	6.7	2.6	2.7	4.2	17.1	17.7	27.8	6.2	3.5	5.3

CUADRO 19. Utilización Estimada por Transecto (kg./ha.)

	AGOSTO	OCTUBRE
<u>Muhlenbergia rigida</u>	36	27.4
<u>Aristida spp.</u>	12	7.9
<u>Perymenium buphtalmoides</u>	9.7	1.1
<u>Pionocarpus madrensis</u>	6.5	8.5
<u>Setaria geniculata</u>	4.6	1.38
<u>Piptochaetium fimbriatum</u>	4.4	9.1
<u>Cacalia sinuata</u>	4.1	0.18
<u>Ranunculus macranthus</u>	3.6	4.61
<u>Eryngium cynosum</u>	3.5	10.1

CUADRO 20. Utilización Estimada por Especie. Porcentajes de la Utilización Total.

del rumen y los excrementos de los animales etc.

El efecto del consumo por el ganado en la composición florística es muy claro en el caso de M. rigida. Esta especie constituye el 77.5% de la cosecha total estimada en el sitio 9, el cual no ha sido afectado por el pastoreo. Los restantes sitios de pastizal los cuales sí han sido afectados por el ganado tienen a M. rigida como codominante con especies de Aristida en los sitios 5 y 7 y con M. minutissima y Bouteloua gracilis en los sitios 3 y 4. De acuerdo con esto, M. rigida es una especie que se ve afectada directamente por el pastoreo, siendo por lo tanto, de comportamiento decreciente en las asociaciones estudiadas. Estos resultados concuerdan con casos similares reportados en la literatura. Launchbaugh (1955) encontró que Andropogon scoparius pasó del 72.4% de la composición total en sitios no pastoreados en pastizales de Texas, hasta desaparecer completamente bajo un pastoreo intenso y continuado. Harper (1977) citando a Tansley y Adamson (1925) menciona que un pastizal en Inglaterra protegido durante 6 años del pastoreo por el conejo Lepus cuniculus cambió de una diversidad considerable bajo la utilización a una vegetación dominada por el pasto Zerna erecta.

9. Composición Florística.

Considerando a la cosecha total estimada como criterio de valor de importancia, es claro que el estrato

herbáceo está dominado por gramíneas, tanto en bosque como en pastizal (Cuadro 21) y éstas disminuyen en importancia a medida que los sitios se ven perturbados por efecto del ganado. A juzgar por el número de especies las compuestas son el segundo grupo en importancia. Las leguminosas también se destacan por estar ampliamente representadas. Al lado de estos tres grupos principales se encuentra una variedad de familias con menor importancia relativa dentro del total de especies (Apéndice). Con el objeto de contar con un criterio más cuantitativo acerca de las afinidades entre los distintos sitios, éstos se compararon utilizando el índice de similitud de Bray y Curtis (1957). Se utilizó este índice ya que los valores de semejanza obtenidos de esta manera reflejan el parecido de los sitios no sólo en función de las especies compartidas sino también por las contribuciones relativas de las especies en los dos sitios; dando mayor importancia a las proporciones de las especies dominantes. Este índice es el siguiente:

$$I = \frac{2X_{ij}}{X_i + X_j}$$

donde:

X_{ij} = suma de los valores más pequeños de las especies en los sitios i , j (los valores para las especies fueron las cosechas estimadas totales).

TRANSECTOS	HIERBAS	PASTOS
1	44.5	55.5
2	32.05	67.95
3 ¹	34.39	65.81
4 ¹	43.99	56.01
5	35.68	64.32
6	52.08	47.92
7 ¹	45.2	54.8
8	54.05	45.95
9 ²	2.99	97.15
10 ²	23.59	76.57

1 Sitios más perturbados por el ganado

2 Sitios no perturbados por el ganado

Cuadro 21. Contribuciones Relativas de las Gramíneas y Otras Especies a las Cosechas Totales Estimadas en los Transectos (Porcentajes).

X_i = suma de los valores de las especies en el sitio i.

X_j = suma de los valores de las especies en el sitio j.

Este índice fluctúa entre 0 (nula similitud) y 1 (completa similitud). Los valores obtenidos reflejan sobre todo el parecido de los sitios en cuanto a las proporciones relativas de las especies dominantes.

6.7.1 Sitios de Pastizal.

Los sitios de pastizal muestran entre sí los valores más altos de similitud (Cuadro 22). Los transectos 3 y 4 por el parecido que muestran ($I = .626$) y por estar ubicados a corta distancia uno de otro pueden considerarse como pertenecientes a una misma asociación. En los dos transectos las especies más importantes desde el punto de vista de su contribución a la cosecha total son Muhlenbergia rigida, M. minutissima y Bouteloua gracilis, éstas contribuyen con el 16.72, 8.92 y 8.64% del total estimado respectivamente. Piptochaetium fimbriatum contribuye con el 8.94% del total, pero sólo se localiza en manchones debajo de los pocos árboles existentes en estos sitios. A un nivel de dominancia menor existe un grupo mucho más grande de especies, entre ellas: Trifolium amabile (5.04%), Stevia serrata (4.32%), Aristida spp. (A. arizonica, A. Schiedeana y A. barbata) (3.59%), Microchloa kunthii (3.56%), Bromus carinatus (3.05%), Iponoea exinia (2.92%),

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	---									
2	.49	---								
3	.20	.20	---							
4	.28	.22	.63	---						
5	.24	.24	.47	.49	---					
6	.42	.29	.41	.46	.37	---				
7	.17	.18	.34	.33	.51	.29	---			
8	.38	.28	.19	.21	.21	.37	.23	---		
9	.07	.08	.14	.18	.20	.15	.24	.09	---	
10	.22	.19	.26	.34	.25	.34	.27	.32	.29	---

CUADRO 22. Indices de Similitud de Bray y Curtis entre los 10 Sitios Estudiados.

Lycurus phleoides (2.29%), Cacalia sinuata (2.08%), Geranium mexicanum (1.51%) y Plantago argyrea (1.44%). Estos sitios han estado sujetos a un pastoreo relativamente intenso y es posible encontrar, aunque no frecuentemente, especies como Amaranthus hybridus y Chenopodium graveolens las cuales son típicas malezas que no se encontraron en ningún otro sitio de muestreo. Como se ha mencionado anteriormente, estos dos sitios sujetos a pastoreo más intenso contienen una menor cantidad de material muerto acumulado. Esto se aprecia claramente en la relación existente entre la máxima biomasa (material verde) y la cantidad de material muerto presente en los sitios (Figura 28). Todos los sitios a excepción de los más intensamente pastoreados (3, 4 y 7) guardan una relación muy clara entre la máxima biomasa y el material muerto (tomado éste como el promedio estacional en cada sitio). Es interesante notar que en los transectos 3 y 4 aumenta en importancia Bouteloua gracilis, esta especie posee la vía fotosintética C_4 la cual es una adaptación a condiciones de aridez.¹ Cuando el agua no es factor limitante las plantas mantienen abiertos sus estomas durante un tiempo considerable, lo cual permite la entrada del dióxido de carbono, pero igualmente pierden una cantidad de

¹ Esta ruta fotosintética se denomina C_4 debido a que los primeros compuestos resultantes de las reacciones de carboxilación son el ácido málico y el ácido aspártico, las cuales son moléculas que poseen 4 átomos de carbono cada una.

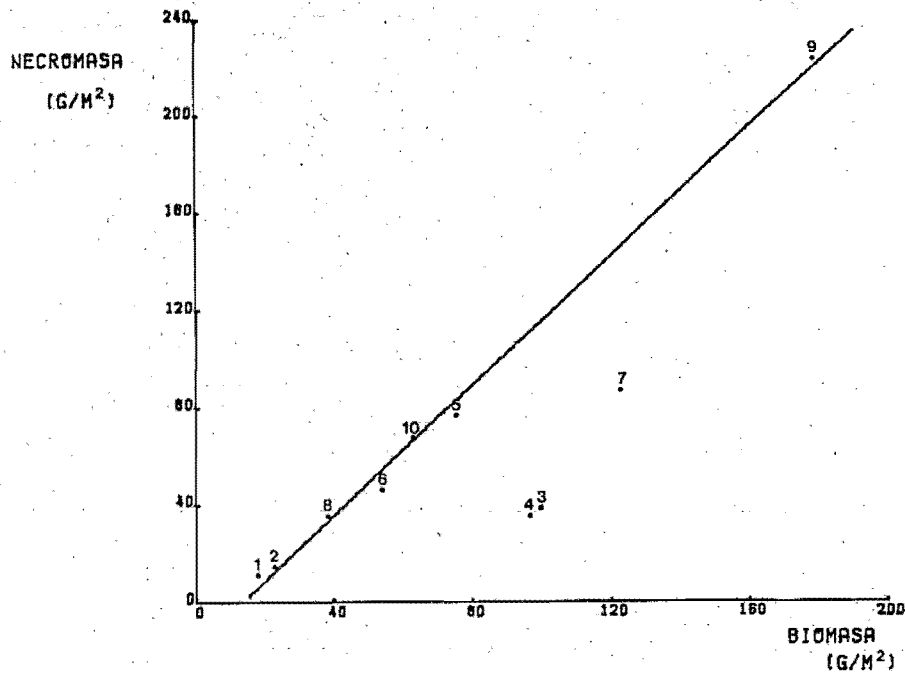


FIGURA 28. RELACIÓN ENTRE EL MATERIAL MUERTO Y LA MÁXIMA BIOMASA PARA LOS 10 SITIOS ESTUDIADOS. (LOS VALORES DE NECROMASA CORRESPONDEN AL PROMEDIO ESTACIONAL EN CADA SITIO).

agua relativamente grande. En condiciones de aridez, a medida que las plantas abren sus estomas para permitir la entrada del CO_2 , pierden una cantidad de agua que les es vital, ya que no pueden reponerla tomándola del medio. Las plantas que poseen la ruta fotosintética C_4 realizan altas tasas de fotosíntesis con bajas concentraciones de CO_2 intracelular y de esta manera minimizan la cantidad de agua que pierden por transpiración.

Bjorkman y Berry (1973) encontraron que Atriplex rosea especie con la vía C_4 tiene un desempeño fotosintético superior que A.patula (especie con la ruta C_3) bajo condiciones de radiación intensa, alta temperatura y limitada humedad.

Por otro lado, en el presente trabajo en los transectos 3 y 4 se encontró una menor cantidad de material muerto acumulado, esto ocasiona un cambio microclimático en la superficie del suelo aumentando la insolación y por tanto la temperatura. Estas condiciones disminuyen la cantidad de humedad que queda disponible para las plantas.

Jones, Moody y Lillard (1969) encontraron este fenómeno al estudiar el efecto del mantillo en la humedad y el crecimiento de las plantas. Estos autores encontraron que unos pocos centímetros de mantillo reducen la evaporación y aumentan la cantidad de humedad que se retiene en los primeros 30 cm del suelo. Kelly y Walker (1976) también encontraron que la tasa de infiltración del agua al suelo

era 9 veces mayor en el suelo cubierto de mantillo que en uno desprovisto de éste.

La mayor abundancia de Bouteloua gracilis en los sitios 3 y 4 parece indicar que el cambio microclimático antes mencionado es suficiente para darle a esta especie una ventaja competitiva que antes no poseía. Ode, Tieszen y Lerman (1980) mencionan que el pastoreo al disminuir la cantidad de mantillo favorece la proliferación de las especies con la vía fotosintética C₄. Las evidencias experimentales concernientes al efecto de la temperatura en la tasa neta de fotosíntesis de Bouteloua gracilis y Agropyron smithii (Williams III, G. J. 1974) apuntan claramente hacia una explicación de la diferente fenología de las dos especies al convivir éstas en una misma asociación. Bouteloua gracilis (especie C₄) se ve favorecida por las temperaturas elevadas (más de 25°C), en tanto Agropyron smithii lo es por las temperaturas bajas. B. gracilis en el sitio Pawnee en Colorado (USA), crece durante los meses más calientes y secos, en tanto A. smithii lo hace durante los meses más fríos y lluviosos. Esto es mencionado por Williams III y Markley (1973), quienes también aportan evidencias experimentales indicando la existencia de dos grupos de especies con comportamiento fenológico distinto en la pradera corta de Norteamérica: las especies de estación fría (especies C₃) y las de estación caliente (especies C₄), al presentar diferentes épocas de actividad minimizan la competencia interespecífica.

Los transectos 3 y 4 con abundancia de Bouteloua gracilis presentan un suelo muy somero con una profundidad promedio entre los 20 y 30 centímetros, este suelo retiene menos humedad que un suelo más profundo y con mayor contenido de arcillas, quizás la poca importancia de Bouteloua gracilis en el transecto 7 en donde hay igualmente una cantidad de mantillo menor de la esperada (Fig. 28) se deba a este fenómeno edáfico.

Los sitios de pastizal 5 y 7 presentan el segundo valor más alto de similitud ($I = 0.5116$). Estos pastizales se localizan en suelos residuales con un porcentaje mayor de arcillas que en los demás sitios, y por la composición florística que presentan se les puede agrupar en una asociación, aunque menos homogénea que la anteriormente descrita. Considerando conjuntamente los dos transectos Aristida spp. (Aristida divaricata, A. schiedeana y A. arizonica) y Muhlenbergia rigida son las especies dominantes. Aristida spp. contribuye con el 18.29% de la cosecha total en tanto que M. rigida lo hace con el 16.71%. Menos importantes son: M. minutissima (5.35%), M. flaviseta (5.07%), Perymenium buptalmoides (4.88%), Setaria geniculata (3.62%), Bouteloua gracilis (2.72%), Erigeron delphinifolius (2.67%), Trifolium amabile (2.51%), Geranium mexicanum (2.01%), Verbesina hypanalaca (2.00%), Paspalum convexum (1.80%) y Lycurus phleoides (1.39%).

El sitio de pastizal no pastoreado es el que presenta los menores valores de similitud con respecto a

todos los demás transectos (Cuadro 22). La utilización directa de los datos de cosecha total en el índice determina que los valores de similitud se puedan ver influidos notoriamente por casos en los que existan diferencias grandes en la cosecha total de los sitios. Esto fue lo que ocurrió en el caso del transecto 9. Las comparaciones con este transecto hubieran sido más apropiadas transformando de alguna manera los datos originales de cosecha total.

Los transectos 5 y 7, ambos en pastizal, son los que muestran la mayor similitud con este sitio. En el transecto 9 Muhlenbergia rigida es claramente la especie dominante, contribuyendo con el 77.5% de la cosecha total. La segunda especie en importancia es Aristida schiedeana, la cual contribuye con el 13.04%; de menor importancia son M. montana (3.49%), Andropogon hirtiflorus (1.71%) y Lycurus phleoides (0.92%). Existe otro grupo de especies con muy baja contribución al total: Microchloa kunthii (0.92%), Geranium mexicanum (0.7%), Cacalia sinuata (0.56%), Ipomoea capillacea (0.32%) Stevia viscida (0.22%) y Commelina coelestis (0.21%).

6.7.2. Sitios de Bosque.

Los dos sitios de bosque que muestran la mayor similitud son los transectos 1 y 2 ($I = 0.4954$), en éstos Muhlenbergia rigida es la especie con la mayor contribución a la cosecha total (19.39%) siguiéndole Aristida schiedeana (15.98%), Muhlenbergia sp. (5.68%) y Piptochaetium fimbriatum (5.26%). Cacalia pachyphylla es una especie que sólo se encontró en el

transecto 1 en el cual tiene relativa importancia contribuyendo con el 14.68% de la cosecha total. Considerando conjuntamente a los transectos 1 y 2 son de menor importancia: Andropogon hirtiflorus (4.79%), Stevia serrata (4.17%), Cologeton obovata (3.17%), Helianthemum glomeratum (2.57%), Erigeron delphinifolius (2.53%) y Carex aff anisostachya (2.10%).

Cologeton obovata aunque no es especialmente dominante en el transecto 1, sí es característica de éste y al igual que Cacalia pachyphylla y Muhlenbergia sp. son especies típicamente encontradas en los suelos derivados de riolitas. Los transectos 1 y 2 únicos localizados en este tipo de suelo mostraron entre sí el valor más alto de similitud para los transectos de bosque (Cuadro 22).

En ambos sitios el material parental es riolita y esta roca le confiere al suelo un conjunto de propiedades que no se presenta en ningún otro sitio de los estudiados: baja capacidad de intercambio catiónico, un alto porcentaje de limos y un color claro característico.

En los transectos 8 y 10 la importancia relativa de algunas de sus especies es semejante, agrupando estos dos sitios las especies más importantes son: Muhlenbergia rigida (32.14%) y M. montana (21.81%). Considerando únicamente el transecto 8 Bidens triplinervia contribuye con el 16.67% de la cosecha estimada total y Desmodium sp. con el 10.26%.

Agrupando nuevamente los dos sitios, son menos importantes: Muhlenbergia lindheimeri (4.67%), Stevia serrata (3.45%),

Piptochaetium fimbriatum (2.65%) y Aristida schiedeana (2.0%). Las siguientes especies contribuyen entre el 1 y el 2% de la cosecha total: Helianthemum glomeratum, Trifolium amabile, Donnell-smithis biennis, Panicum bulbosum, Crotalaria polyphylla y Festuca tolucensis.

En el transecto 6 la especie dominante es Muhlenbergia rigida (27.58%) y son menos importantes: Piptochaetium fimbriatum (9.97%), Stevia serrata (6.32%), Aristida schiedeana (4.46%), Cacalia sinuata (3.90%), Donnellsmithia biennis (3.65%), Rhodosciadium tuberosum (3.23%), Cologeton ovalifolia (2.99%), Dalea sp (2.61%), Geranium mexicanum (2.47%), Thalictrum aff strigiliosum (2.02%), Stevia viscida (1.85%), Erigeron delphinifolius (1.64%), Stevia ovata (1.59%), Muhlenbergia montana (1.58%) y Daucus montanus (1.45%).

6.7.3 Efecto del Ganado en la Composición Florística.

La comparación de las áreas afectadas por el ganado con las que han recibido una mínima perturbación arroja diferencias marcadas tanto en composición florística como en lo referente a las condiciones microclimáticas de los sitios. Un efecto claro del pastoreo consiste en disminuir la importancia de las gramíneas perennes (las cuales son claramente dominantes en los transectos 9 y 10) aumentando la de especies anuales especialmente compuestas y gramíneas. El sitio de pastizal no afectado por el ganado está compuesto en un 97.15% de gramíneas (Cuadro 21) en tanto los restantes transectos en pastizal, los cuales sí han sido perturbados por el ganado, muestran una menor

contribución de los pastos a la cosecha total: del 54.85 al 65.8%. En los transectos 5 y 7 las siguientes especies de compuestas aumentan en importancia con el pastoreo: Erigeron delphinifolius, Bidens aff. gentry, Bidens ferulaefolia, Perymenium buphtalmoides, Verbesina hyomalaca, Pionocarpus madrensis, Conyza gnaphalioides y Gnaphalium grautis. Comparando estos sitios con el transecto 9 es notoria la disminución en la dominancia de Muhlenbergia rigida incrementándose en cambio Aristida divaricata, A. arizonica y A. schiedeana. Aunque se desconoce la composición que hayan tenido los sitios 5 y 7 sin presión de pastoreo, es probable que la importancia de las especies de Aristida haya sido mayor desde un principio que la observada en el sitio 9.

Los transectos en pastizal 3 y 4, los cuales han estado sujetos al pastoreo, muestran un aumento en importancia de Muhlenbergia minutissima y Microchloa kunthii. Estas especies se encontraron mínimamente representadas en el sitio no pastoreado (Figuras 14, 15 y 20). Bouteloua gracilis fue importante en los transectos 3 y 4. Ya que esta especie se halló mínimamente representada en los sitios poco alterados por el ganado, B. gracilis tuvo un comportamiento típico de especie incrementante. En el transecto 7 también pastoreado se halló muy poca abundancia de B. gracilis. Probablemente el suelo arcilloso e inundable de este sitio limita la ventaja competitiva de esta especie: la resistencia a condiciones de stress hídrico.

Las siguientes especies de gramíneas sólo aparecieron en los pastizales pastoreados: Setaria geniculata, Paspalum convexum, Sporobolus poiretii, Panicum vaseyanum, Muhlenbergia flaviseta, Muhlenbergia flavida, Aristida barbata, Aegopogon tenellus, Elepharoneuron tricholepis, Eragrostis mexicana, E. intermedia, Cynodon dactylon y Agropyron repens.

Otras especies de diversas familias que aumentaron con el pastoreo fueron: Commelina coelestis, Geranium mexicanum, Potentilla ranunculoides, Ranunculus macranthus, Borreria verticillata y Trifolium amabile.

De la comparación de los pastizales pastoreados con el no afectado por el ganado resulta claro que éste tiene un efecto importante sobre la diversidad de los sitios. Al disminuir la dominancia de ciertas especies se permite el aumento en importancia de otras que antes eran raras y se introducen especies que antes no existían en la comunidad.

El cambio provocado por el pastoreo al nivel del ciclaje de nutrientes es debido al aumento en la velocidad de descomposición del material muerto, de esta manera los minerales que normalmente permanecen en el mantillo y que no se hallan disponibles para el crecimiento de las plantas, son incorporados al suelo y en un tiempo menor pueden ser nuevamente utilizados. Sin embargo, con el pastoreo también aparece una salida de material del sistema (lo cual también explica la menor cantidad acumulada de material

muerto) que antes no existía. La asimilación por el ganado constituye una exportación de materiales que no se compensa después por ninguna entrada equivalente. El aumento en la velocidad de descomposición del mantillo junto con los excrementos que son esparcidos por los animales, es de esperarse que se traduzcan en un incremento en la cantidad de materia orgánica que se incorpora al suelo, este efecto puede ser benéfico al mejorar las propiedades de textura y de capacidad de retención de nutrientes.

El cambio microclimático más importante que aparece debido al pastoreo, es provocado también por la disminución en la cantidad de mantillo. Los sitios 3 y 4, con un valor máximo de biomasa de 100 g/m^2 , mostraron un promedio estacional de material muerto de 36 g/m^2 . En el transecto 9 los valores correspondientes fueron 178.3 y 223.5 g/m^2 respectivamente. La menor cantidad de mantillo permite una mayor insolación sobre la superficie del suelo, aumentándose la temperatura y por lo tanto disminuyendo la humedad que se retiene a este nivel. En los transectos 3 y 4 los cambios en la composición florística con respecto a la existente en la condición no perturbada (sitio 9) son diferentes a los ocurridos en los sitios 5 y 7. En éstos el suelo es más arcilloso y presenta por lo tanto un drenaje limitado. En los transectos 3 y 4 es notoria la menor diversidad de compuestas en comparación con la existente en el transecto 7, en éste en cambio, casi no se encontró

Stevia serrata, la cual es abundante en el sitio 4 (Figuras 15 y 18). Aquí su abundancia probablemente se debe a que esta especie es muy poco consumida por el ganado, tal vez por ser de muy poca palatabilidad o incluso tóxica. Como se mencionó anteriormente la abundancia de Bouteloua gracilis puede considerarse como indicación de un cambio microclimático hacia una menor humedad edáfica. Probablemente otras especies abundantes en los transectos 3 y 4 pero raras o ausentes en los sitios 5 y 7 presentan adaptaciones similares en este sentido. Este podría ser el caso de Muhlenbergia minutissima (aunque ésta fue relativamente abundante en el transecto 5) Trifolium anabile y Microchloa kunthii.

En las áreas de bosque es más difícil asignar al pastoreo algún efecto sobre la composición florística, debido a que estos sitios son mucho menos frecuentados por el ganado y las especies pueden también variar por causa de factores edáficos. Este es el caso de Cologania obovata, Muhlenbergia sp. y Cacalia pachyphylla mencionado anteriormente.

VII. CONCLUSIONES.

1. Los cambios estacionales observados en los compartimentos de material vivo y muerto indican una dinámica distinta para cada uno de ellos. La biomasa presenta una curva de crecimiento unimodal, determinada estrechamente por las condiciones de precipitación. Las especies anuales y

perennes mostraron diferentes patrones temporales de crecimiento. El rápido desarrollo de las anuales a partir de las primeras lluvias contrasta con el crecimiento aéreo relativamente tardío de las especies perennes. Una variedad de factores pueden ser la causa de estas distintas fenologías: fotoperíodo, temperatura y estrategias de asignación de recursos por las especies. Es posible también que la humedad del suelo desempeñe un papel en estas respuestas. El crecimiento de las anuales a partir de semillas determina que estas especies utilicen la humedad superficial en la capa más externa del suelo. El mayor desarrollo radical de las especies perennes puede implicar que éstas utilicen la humedad en los estratos más profundos del suelo. En este sentido puede ser de importancia conocer el tiempo necesario para que el agua de infiltración alcance niveles específicos del sustrato. De cualquier manera la explicación de los patrones temporales de producción aérea sólo podrá conseguirse cuando se conozcan los correspondientes a los órganos subterráneos y se relacionen ambos con los factores ambientales, principalmente humedad en el suelo.

El material muerto de las especies herbáceas presenta una mayor constancia en el tiempo que la biomasa. Los dos cambios más importantes en este compartimento son una disminución por descomposición al inicio de la estación húmeda y un aumento por mortalidad al comenzar la estación seca. Dada la imprecisión que frecuentemente aparece en el

muestreo del material muerto es necesario ser cauteloso en las conclusiones que se pueden obtener cuando se estima la mortalidad con base en los cambios observados en la necromasa. Las estimaciones de mortalidad obtenidas en el presente trabajo dan una idea bastante clara de las variaciones estacionales ocurridas en este fenómeno. El aumento en la demanda total de nutrientes por la comunidad, las interferencias por competencia y la mortalidad son fenómenos que se suponen correlacionados y cuya intensidad se acrecienta conforme avanza la estación de crecimiento, sin embargo, la máxima mortalidad es provocada por la falta de humedad al inicio de la estación seca. Para el caso particular de los sitios estudiados en "La Michilía", la mortalidad ocurrida a lo largo de la estación de crecimiento se estima entre un 10 a un 14% de la producción total. Para dos campos abandonados en Michigan, Wiegert y Evans (1964) reportan una mortalidad durante la estación de crecimiento de un 60 a un 80% de la producción total. En "La Michilía" dadas las marcadas fluctuaciones climáticas y por tanto la relativa cortedad de la estación de crecimiento resulta lógico esperar una menor mortalidad dentro de la estación de crecimiento.

2. En cuanto a los métodos utilizados para la estimación de la producción primaria, parece claro que tanto desde el punto de vista biológico, como por la precisión estadística de los resultados, la técnica que se basa en el conocimiento de la biomasa o material vivo parece ser la más confiable.

Mientras los sitios no muestren apreciable perturbación por el ganado, la cantidad de material muerto presente se relaciona claramente con la biomasa o material verde que se produce en el sitio (Figura 28). De esta manera, si se conoce la cosecha total cuando la biomasa se encuentra a su máximo se pueden obtener conclusiones válidas acerca de la magnitud relativa de la productividad entre los distintos sitios. Es decir, se puede afirmar que éstos son más o menos productivos entre sí, según presenten una mayor o menor cosecha total. Sin embargo, la magnitud absoluta de la producción parece corresponderse solamente con el valor máximo de biomasa o material vivo. El recrecimiento total por asociarse estrechamente con este valor pico de material verde, plantea la posibilidad de desarrollar un método fácil y preciso para estimar la producción herbácea total. Sin embargo, se desconoce su utilidad si se desea conocer la producción por especie. Esto tendrá que ser analizado con mayor detalle en posteriores trabajos. También habrá que averiguar el efecto que tengan los cortes si se prolongan por más de una estación de crecimiento.

3. Las tasas de descomposición del mantillo obtenidas en este trabajo se encuentran en el rango de valores reportados en otros estudios. La descomposición más intensa se observó durante el período más húmedo del año (agosto a octubre). Los cambios en la necromasa observados para el período correspondiente al inicio de las lluvias (mayo a

agosto) sugieren que las tasas de descomposición fueron distintas en los varios sitios estudiados. Es posible que las condiciones microclimáticas de los sitios determinen diferencias en las tasas de descomposición. Sin embargo, la relación encontrada entre la necromasa estacional y el material verde para los sitios con poca o nula alteración por el ganado (Figura 28) sugiere que la descomposición total es proporcional a la cantidad de biomasa que se produce en cada sitio. Es decir, existe un equilibrio entre la cantidad de material muerto que ingresa al sistema y la que desaparece por descomposición. Si se supone una tasa de desaparición del mantillo constante (expresada en g/g/día) en los diferentes sitios, en cada uno de ellos se descompondrá una variable cantidad de material muerto la cual será función únicamente de la cantidad de material muerto presente. Es decir, si desaparece una fracción constante de mantillo por unidad de peso, los sitios sólo diferirán en la cantidad total de material muerto que desaparece por unidad de área. Esto es lo que sugiere la Figura 28. De esta manera aunque pueden existir diferencias entre las tasas de descomposición de los sitios en un determinado tiempo, la tasa promedio o estacional puede suponerse constante. Los sitios pastoreados mostraron mayores tasas de desaparición del material muerto. Aunque no se puede descartar la posible presencia de error debida al consumo por el ganado, se puede atribuir parte de este efecto al pisoteo de los animales el cual provoca la fragmentación del material y de

esta forma se facilita la acción de los organismos degradadores. La descomposición estimada por las muestras pareadas fue mayor a la observada en las exclusiones de malla. Estos resultados concuerdan con casos similares reportados en la literatura. Posiblemente, la exclusión de los macroinvertebrados detritívoros se traduce en una menor intensidad de los procesos de descomposición.

4. Los valores de producción herbácea obtenidos en este trabajo se encuentran en el rango de valores reportados por otros autores para sitios similares en precipitación y temperatura. Sin embargo, las estimaciones obtenidas en "La Michilfa" corresponden a una estación de crecimiento en donde las lluvias fueron tardías y escasas. Estas comenzaron más de un mes después de su fecha más frecuente de iniciación (la cual es a principios de junio) y la cantidad total de lluvias en 1980 fue de 450 a 500 mm. Esta precipitación fue inferior a los 650 a 700 mm estimados como promedio anual a largo plazo. Por tanto, las estimaciones de producción obtenidas probablemente corresponden a los valores más bajos que se pueden observar en la zona considerando las variaciones interanuales de la precipitación.

5. La producción herbácea se encontró íntimamente influenciada por algunos factores ambientales. El mantillo que se acumula en los sitios no pastoreados parece tener un efecto favorecedor del crecimiento probablemente a través

de un aumento en la cantidad de humedad que se retiene en el suelo. La capacidad de intercambio de cationes en el suelo limita de manera clara la producción herbácea. Sin embargo, la biomasa arbórea parece que no es afectada por este fenómeno ya que los varios sitios presentan valores similares de área basal total e incluso en el transecto 1 hay un aumento importante en ésta. Probablemente la mayor producción de las especies herbáceas en el suelo con mayor capacidad de intercambio de cationes repercute de manera directa en el número de árboles que pueden establecerse. Estos resultados sugieren que dadas ciertas condiciones (especialmente topográficas: sitios con pendientes pronunciadas) por debajo de un mínimo nivel de disponibilidad de nutrientes las especies arbóreas desplazan a las formas herbáceas. Esto tiene implicaciones en cuanto al manejo que se puede dar a los sitios. Cuando el desarrollo del estrato herbáceo es pobre y la vegetación arbórea se desarrolla de manera vigorosa, la práctica más recomendable parece ser explotar forestalmente el sitio. Sin embargo, será necesario tener conocimiento de la dinámica de crecimiento y regeneración de las especies ya que la cubierta arbórea deberá siempre mantenerse. Si se permite solamente el desarrollo del estrato herbáceo el sistema será probablemente frágil y sensible a una mayor degradación. Los sitios con mayor desarrollo del estrato herbáceo parecen ser más adecuados para un aprovechamiento pecuario aunque también habrá que mantener la carga animal al nivel adecuado

de utilización.

6. El pastoreo tiene un efecto directo sobre varios aspectos del sistema. Disminuye la producción, probablemente al abatir la capa de mantillo y disminuir la humedad que se retiene en el suelo. Los efectos sobre la composición florística son evidentes y no se puede saber en términos de manejo hasta qué punto son deseables los cambios introducidos en ella. Bouteloua gracilis y otras especies del género son conocidas como buenas forrajeras y se consideran especies deseables en los pastizales. En cambio Muhlenbergia rigida y en general las especies de Aristida se reconocen como gramíneas menos deseables desde un punto de vista forrajero. En este sentido, las comunidades identificadas en este trabajo como más cercanas a la situación inalterada o "clímax" poseen especies de mediana calidad desde el punto de vista de manejo. Habrá que definir en términos concretos: palatabilidad y digestibilidad por el ganado, la bondad de estas especies y con base en estos criterios, evaluar las posibles ventajas de permitir la extensión de las especies de Bouteloua teniendo en cuenta que la producción de los sitios será probablemente menor en estas condiciones. Otro aspecto será establecer medidas para el control de las malezas o especies indeseables, ya que inevitablemente éstas se introducen con el ganado. Finalmente habrá que tener en cuenta que la estabilidad de los sistemas bajo pastoreo es menor que la existente en los sitios inalterados. La

disminución en la cobertura vegetal puede facilitar la erosión y permitir el sobrepastoreo hará vulnerables los sitios a las degradaciones ocasionadas por los períodos de sequía.

VIII. LITERATURA CITADA.

ALBERTSON F. W., G. W. TOMANEK y A. RIEGEL, 1957.
Ecology of drought cycles and grazing intensity on grasslands of central great plains. *Ecological Monographs*, 27: 27-44.

ANDERSON R. C., O. L. LOUCKS y A. M. SWAIN, 1969.
Herbaceous response to canopy cover, light intensity and through-fall precipitation in coniferus forests. *Ecology*, 50: 255-263.

BJORKMAN O. y J. BERRY, 1973.
High-Efficiency photosynthesis. *Scientific American*, 229: 80-93.

BOVEY R. W., MEYER R. E. y MORTON H. L., 1972.
Herbage production following brush control with herbicides in Texas. *Journal of Range Management*, 25: 136-142.

BRAY J. R. y J. T. CURTIS, 1957.
An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-347.

BUCK P., 1964.
Relationships of the woody vegetation of the Wichita Mountains Wildlife Refuge to Geological Formations and Soil Types. *Ecology*, 45: 336-344.

CABLE D. R., 1975.
Influence of precipitation on perennial grass production in the semidert southwest. *Ecology*, 56: 981-986.

CLARY W. P., 1974.
Response of herbaceous vegetation to felling of alligator juniper. *Journal of Range Management*, 27: 387-389.

CORNET A., 1981.
Mesure de biomasse et determination de la production nette

aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 2: 251-266.

CHRISTIE, E. K., 1981.

Biomass and nutrient dynamics in a C₄ semi-arid australian grassland community. *Journal of Applied Ecology*, 18: 907-918.

DETENAL, 1973.

Cartas: Geológica, Edafológica, Topográfica, Uso Potencial y Uso del Suelo de San Juan de Michis. F-13-B-33.

DETLING J. K., 1979.

Processes controlling blue grama production on the shortgrass prairie. In: *Perspectives in Grassland Ecology*. French N. (Ed.). *Ecological Studies*, 32: 25-42.

DODD J. L. y W. K. LAUENROTH, 1979.

Analysis of the response of a grassland ecosystem to stress. In: *Perspectives in Grassland Ecology*. *Ecological Studies*, 32: 43-58.

DIX, R. L., 1960.

The effects of burning on the mulch structure and species composition of grasslands in Western North Dakota. *Ecology*, 23: 438-445.

ELLISON L. y W. R. HOUSTON, 1958.

Production of herbaceous vegetation in openings and under canopies of western aspen. *Ecology*, 39: 337-345.

GALLINA T. S., MA. E. MAURY H. y V. M. J. SERRANO C., 1977. Hábitos alimenticios del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Rafinesque) en la Reserva de la Biósfera de La Michilía, Edo. de Durango. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM: 140 pp.

GARCIA E., 1964.

Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana). 2a. Edición, Instituto de Geografía, Publ. UNAM, México: 246 pp.

GRELEN H. E. y H. G. ENGHARDT, 1973.

Burning and thinning mountain forage in a longleaf pine plantation. *Journal of Forestry*, 71: 419-425

GRELEN H. E., L. B. WHITTAKER y R. E. LOHREY, 1972.

Herbage response to precommercial thinning in direct-seeded slash pine. *Journal of Range Mangement*, 25: 435-437.

HARPER J. L., 1977.

Population Biology of Plants. Academic Press: 829 pp.

HEDRICK D. W., D. N. HYDER, F. A. SNEVA y C. E. POULTON, 1966.

Ecological response of sagebrush-grass range in Central Oregon to mechanical and chemical removal of Artemisa. *Ecology*, 47: 432-439.

HULBERT Ll. C., 1969.

Fire and litter effects in undistrubed bluestem prairie in Kansas. *Ecology*, 50: 874-877.

JEFFERIES N. W., 1965.

Herbage production on a Gambel Oak Range in Southwestern Colorado. *Journal of Range Management*, 18: 212-213.

JONES J. N. Jr., J. E. MOODY y J. H. LILLARD, 1969.

Effects of tillage, no tillage and mulch on soil water and plant growth. *Agronomy Journal*, 61: 719-721.

KELLY R. D. y B. H. WALKER, 1976. The effects of different forms of land use on the ecology of a semi-arid region in South Eastern Rhodesia. *Journal of Ecology*, 64: 553-576.

KUCERA C. L. y J. H. EHRENREICH, 1962.

Some effects of annual burning on Central Missouri prairie. *Ecology*, 43: 334-336.

LAUENROTH W. K., 1979.

Grassland primary production. In: *Perspectives in Grassland Ecology*. French N. (Ed.). *Ecological Studies*, 32: 43-58.

LAUNCHBAUGH J. L., 1955.

Vegetational changes in the San Antonio prairie associated with grazing, retirement from grazing and abandonment from cultivation. *Ecological Monographs*, 25: 39-57.

LOMNICKI A., E. BANDOLA y K. JANKÓWSKA, 1968.

Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. *Ecology*, 49: 147-149.

MARTINEZ OJEDA E. y M. C. SALDIVAR, 1978.

Unidades de vegetación en la Reserva de la Biósfera La Michilía, Durango. Halffter G. (Ed.). En: *Reservas de la Biósfera en el Estado de Durango, Publicación 4*, Instituto de Ecología: 133-181.

MILNER C. y E. HUGHES, 1968.

Methods for the measurement of the primary production of grassland. *I.B.P. Handbook*, No. 6: 70 pp.

MOIR W. H., 1966.

Influence of Ponderosa pine on herbaceous vegetation. *Ecology*, 47: 1045-1048.

MUEGLER W. F., 1971.

Influence of competition on the response of Bluebunch Wheatgrass to clipping. *Journal of Range Management*, 25: 88-92.

MUELLER-DOMBOIS D. y H. ELLENBERG, 1974.

Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons: 547 pp.

ODE D. J., L. L. TIESZEN y J. C. LERMAN, 1980.

The seasonal contribution of C₃ and C₄ plant species to primary production in a mixed prairie. *Ecology*, 61: 1304-1311.

OLD S. M., 1969.

Microclimate, fire and plant production in an Illinois prairie. *Ecological Monographs*, 39: 355-383.

PEARSON L. C., 1965.

Primary production in grazed and ungrazed desert communities of Eastern Idaho. *Ecology*, 46: 278-285.

PEARSON H. A. y L. B. WHITTAKER, 1974.

Yearlong grazing of slash pine ranges: effects on herbage and browse. *Journal of Range Management* 27: 195-197.

PECHANEC J. F. y G. D. PICKFORD, 1937.

A weight estimate method for the determination of range or pasture production. *Journal of the American Society of Agronomy*, 29: 894-904.

PENFOUND W. T., 1964.

Effects of denudation on the productivity of grassland. *Ecology*, 45: 838-845.

REDMANN R. E., 1975.

Production ecology of grassland plant communities in Western North Dakota. *Ecological Monographs*, 45: 83-106.

RZEDOWSKI J., 1978.

Vegetación de México. Edit. Limusa, México, D.F.: 432 pp.

SARUKHAN J., 1979.

Mecanismos de regulación de poblaciones vegetales. Rabinovich J. y Halffter G. (Compiladores). En: *Tópicos de Ecología Contemporánea*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, A.C., Fondo de Cultura Económica, México: 13-36.

SCHMUTZ E. M., 1978. Estimating range use with grazed-class photo guides. Bulletin A-73 (Revised). Cooperative Extension Service and Agricultural Experiment Station. The University of Arizona: 14 pp.

SEIDEL K. W., 1979.

Regeneration in mixed conifer clearcuts in the cascade range and the blue mountains of Eastern Oregon. USDA, For. Serv. Res. Pap. PNW-248, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon: 24 pp.

SICCAMA T. G., F. H. BORMANN y G. E. LIKENS, 1970.

The Hubbard Brook Ecosystem Study: Productivity, Nutrients and Phytosociology of the Herbaceous Layer. Ecological Monographs, 40: 389-402.

SIMS P. L. y J. S. SINGH, 1978.

The structure and function of ten western north american grasslands. II Intras-Seasonal Dynamics in Primary Producer Compartments. Journal of Ecology, 66: 547-572.

SIMS P. L. y J. S. SINGH, 1978.

The structure and function of ten western north american grasslands. IV Compartmental Transfers and Energy Flow within the Ecosystem. Journal of Ecology, 66: 983-1009.

SIMS P. L., J. S. SINGH y W. K. LAUENROTH, 1978.

The structure and function of ten western american grasslands. I Abiotic and Vegetational Characteristics. Journal of Ecology, 66: 251-285.

SINGH J. S., W. K. LAUENROTH y R. K. STEINHORST, 1975.

Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data. The Botanical Review, 41: 181-232.

SINGH J. S. y P. S. YADAVA, 1974.

Seasonal variation in composition, plant biomass and net

primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. Ecological Monographs, 44: 351-376.

SNEDECOR G. W. y W. G. COCHRAN, 1967.

Statistical Methods. The Iowa State University Press.

Ames Iowa, U.S.A.: 593 pp.

SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF, 1969.

Biometry. W. H. Freeman and Company: 776 pp.

STRUGNELL, R. G. y C. D. PIGOTT, 1978.

Biomass, shoot production and grazing of two grasslands in the Rwenzori National Park, Uganda. Journal of Ecology 66: 73-96.

TOMANEK, G. W. y F. W. ALBERTSON, 1957. Variations in cover, composition, production and roots of vegetation on two prairies in Western Kansas. Ecological Monographs, 27: 267-280.

TRLICA, M. J. Jr., y C. WAYNE COOK, 1972.

Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and russian wildrye as influenced by development and defoliation. Journal of Range Management, 25: 430-434.

VAN DYNE, G. M., W. G. VOGEL y H. G. FISSER, 1963.

Influence of small plotsize and shape on range herbage production estimates. Ecology 44: 746-759.

WALLENTINUS, H. G., 1973.

Above-ground primary production of a Juncetum gerardi on a Baltic sea-shore meadow. Oikos 24: 200-219.

WATSON, J., 1979.

Rocks and Minerals. Introducing Geology Series, No. 4. George Allen & Unwin. London: 72 pp.

WEARY, G. C. y H. G. MERRIAM, 1978.

Litter decomposition in a red maple woodlot under natural conditions and under insecticide treatment. *Ecology* 59: 180-184.

WEBB W., S. SZAREK, W. LAUENROTH, R. KINERSON y M. SMITH, 1978.

Primary productivity and water use in native forest, grassland and desert ecosystems. *Ecology*, 59: 1239-1247.

WHITTAKER, R. H. y P. L. MARKS, 1975.

Methods of assessing terrestrial productivity. In: Primary productivity of the Biosphere. Lieth H. y Whittaker R. (Ed.) *Ecological Studies*, 14: 55-118.

WIEGERT R. G. y F. C. EVANS, 1964.

Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in Southeastern Michigan. *Ecology*, 45: 49-63.

WIEGERT, R. G. y J. T. MC GINNIS, 1975.

Annual production and disappearance of detritus on three South Carolina old fields. *Ecology*, 56: 129-140

WILLIAMS III G. J., 1974.

Photosynthetic adaptation to temperature in C₃ and C₄ grasses. A possible ecological role in the shortgrass prairie. *Plant Physiology*, 54: 709-711.

WILLIAMS III G. J. y J. L. MARKLEY, 1973.

The photosynthetic pathway type of North American shortgrass prairie species and some ecological implications. *Photosynthetica*, 7(3): 262-270.

WITKAMP M., 1963.

Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology*, 44: 370-376.

ZAVITKOVSKI, J., 1976.

Ground vegetation, biomass production and efficiency of energy utilization in some Southern Wisconsin forest ecosystems. *Ecology*, 57: 694-706.

IX. APENDICE.

Lista de especies herbáceas encontradas en los sitios de muestreo. Los ejemplares botánicos se encuentran depositados en colecciones del Instituto de Ecología y en el Herbario Nacional en el Instituto de Biología de la U.N.A.M. Las colectas fueron realizadas por el autor y por Gallina, Maury y Serrano (1977).

DICOTYLEDONEAE

AMARANTHACEAE

Amaranthus hybridus L.

CAMPANULACEAE

Lobelia irasuensis var. furcata Mc.Vaugh.

CARYOPHYLLACEAE

Arenaria lanuginosa (Michx.) Rohbr.

Drymaria leptophylla Cham. et Schl., Fenal.

CHENOPODIACEAE

Chenopodium graveolens Lag. et Rodr.

CISTACEAE

Heliantemum chihuahuense S. Wats.

H. glomeratum Lag.

H. pringlei Wats.

COMPOSITAE

Artemisa ludoviciana Nutt.

Bidens ferulaefolia (Jacq.) DC.

B. aff. gentry Sherff.

B. triplinervia H.B.K.

B. pilosa L.

Cacalia pachyphylla Sch.

C. sinuata Cerv.
Calea scabra (Lag) Rob.
Carpochaete grahamii Gray
Chaptalia nutans (L.) Polak.
Conyza gnaphalioides H.B.K.
Cosmos pringlei Rob. et Fern.
Erigeron delphinifolius Willd.
Erigeron sp.
Galinsoga cuadriradiata R. et P.
G. parviflora Cav.
Gnaphalium americanum Mill.
G. grautis H.B.K.
G. Leucocephalum Gray.
Heterosperma pinnatum Cav.
Hieracium abscissum Less.
H. comatum Fries.
Machaeranthera gipsophylla Turner
Melampodium bibracteatum S. Wats.
Perezia wislizeni ssp. minor Blake
Perymenium buphtalmoides D.C.
Pinaropappus roseus (Less.) Less.
Pionocarpus madrensis (S. Wats.) Blake.
Schkuhria virgata (Llave) D.C.
Senecio acutangulus Benth.
Stevia ovata Willd.
Stevia serrata Cav.
S. tomentosa H.B.K.
S. viscida H.B.K.
Tagetes lucida Cav.
T. foetidissima D.C.
T. micrantha Cav.
Verbesina hypomalaca Rob. et Greenm.
Verbesina sp.
Viguiera sp.
Viguiera sp.
Xanthocephalum wrightii Gray.

CONVOLVULACEAE

Evolvulus rotundifolius (Wats.) Hall.

Ipomoea capillacea Don.

I. costellata Torr.

I. eximia House.

Ipomoea sp.

CRUCIFERAE

Lepidium lasiocarpum Nutt.

EUPHORBIACEAE

Acalypha neomexicana Muell. et Arg.

Euphorbia sp.

GENTIANACEAE

Gentiana adsurgens Cerv.

GERANIACEAE

Geranium mexicanum var. typicum H.B.K.

Erodium cicutarium L.

GUTTIFERAE

Hypericum pauciflorum H.B.K.

LABIATAE

Hedeoma drumondii Benth.

Salvia lavanduloides H.B.K.

LEGUMINOSAE

Cologania intermedia H.B.K.

C. ovalifolia H.B.K.

C. obovata Swarts.

Crotalaria polyphylla Riley

Dalea obreniformis Rydb.

Dalea sp.

Desmodium adscendens Sw.D.C.

D. grahamii Gray

Desmodium sp.

Desmodium sp.

Hosackia puberula

Lupinus ehrenbergii Schlect.

Macroptilium gibbosifolium (G.Ort.) A. Delgado

Phaseolus pauciflorus Sessé et Moc. ex. G. Don.

P. retinensis Jones

Trifolium amabile H.B.K.

MALVACEAE

Malvastrum peruvianum (L.) Krap.

ONAGRACEAE

Gaura hexandra ssp. hexandra G. Ortega

Oenothera laciniata Hill.

O. pubescens Willd. ex. Spreng.

OXALIDACEAE

Oxalis decaphylla H.B.K.

Oxalis sp.

PLANTAGINACEAE

Plantago argyrea Morris

POLEMONIACEAE

Gilia pinnata (Cav.) Brand.

POLYGALACEAE

Polygala alba Nutt.

P. compacta Rose

Polygala sp.

POLYGONACEAE

Polygonum aff. aviculare L.

RANUNCULACEAE

Delphinium pedatisectum Hemsl.

Ranunculus macranthus Scheele

Thalictrum aff. strigilosum Hewrsley

ROSACEAE

- Alchemilla sibbaldifolia H.B.K.
Potentilla ranunculoides H.B.K.

RUBIACEAE

- Borreria verticillata (L.) Mey
Crusea subulata A. Gray
Galium microphyllum A. Gray
Houstonia wrightii A. Gray

SCROPHYLARIACEAE

- Bacopa procumbens (Mill) Greenm.
Penstemon campanulatus (Cav.)Wills.

UMBELLIFERAE

- Daucus montanus H. et B. ex. Spreng.
Donnellsmithia biennis C. et R.
Eryngium cymosium Delar
Rhodosciadium tuberosum Coult. et Rose
Rhododendron pringlei Wats.

VALERIANACEAE

- Valeriana palmeri A.Gray
V. robertianifolia H.B.K.
V. urticaefolia H.B.K.

VERBENACEAE

- Verbena canescens H.B.K.

VIOLACEAE

- Viola barroetana Schaffn.
V. grahamii Benth.

MONOCOTYLEDONEAE

AMARYLLIDACEAE

- Bravoa geminiflora Llave et Lex.

COMMELINACEAE

- Commelina coelestis Clarke

Tripogandra disgrega Kenth, Woods

CYPERACEAE

Carex aff. anisostachya Liebn.

Cyperus niger Ruiz et Pavon

C. seslerioides H.B.K.

Cyperus sp.

C. spectabilis Link.

Eleocharis bonariensis

GRAMINEAE

Aegopogon tenellus (D.C.) Trin.

Agropyron repens (L.) Beauv.

Andropogon hirtiflorus (Nees) Kunth.

Aristida arizonica Vasey.

A. barbata Fourn.

A. divaricata Humb. et. Bonpl. ex. Willd.

A. schiedeana Trin. et Rupr.

Blepharoneuron tricholepis (Torr.) Nash.

Bromus anomalus Rupr.

B. carinatus Hook. et Arn.

Boutelous gracilis (H.B.K.) Lag. ex Steud.

Cynodon dactylon (L.)

Deschampsia pringlei Scribn.

Eragrostis mexicana (Hornem.) Link.

E. intermedia Hitchc.

Festuca toluensis H.B.K.

Lycurus phleoides H.B.K.

Microchloa kunthii Desv.

Muhlenbergia flavida Vasey

M. flaviseta Scribn.

M. lanata (H.B.K.) Hitchc.

M. lindheimeri Hitchc.

M. minutissima (Steud) Swallen.

M. montana (Nutt.) Hitchc.

M. rigida (H.B.K.) Kunth.

M. virescens (H.B.K.) Kunth.

Muhlenbergia sp.

Muhlenbergia sp.

Panicum bulbosum H.B.K.

P. vaseyanum Scribn.

Paspalum convexum H. et B.

Piptochaetium fimbriatum (H.B.K.) Hitchc.

Setaria geniculata (Lam.) Beauv.

Sporobolus poiretii (Roem. y Schult.) Hitchc.

Sorghastrum nutans (L.) Nash.

Trachypogon montufari (H.B.K.) Nees.

Trisetum deveuxioides (H.B.K.) Kunth.

IRIDACEAE

Nemastylis tenuis (Herb.) Baker

Sisyrinchium angustifolium Mill.

JUNCACEAE

Juncus imbricatus Laharpe

LILIACEAE

Calochortus barbatus (H.B.K.) Painter

C. pringlei Rob.

C. venustus Greene

Milla biflora Cav.