



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA INDUCCIÓN DE PRADERAS DE ZACATE BUFFEL (*Cenchrus
ciliaris* L.) SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN Y
RESERVAS DE CARBONO EN EL MATORRAL ESPINOSO DE SONORA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

PABLO BENAVIDES SECHSLINGLOFF

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Julieta Alejandra Rosell García

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Oscar Luis Briones Villarreal

Instituto de Ecología, A. C.

CD. MX.

Octubre, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA INDUCCIÓN DE PRADERAS DE ZACATE BUFFEL (*Cenchrus
ciliaris* L.) SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN Y
RESERVAS DE CARBONO EN EL MATORRAL ESPINOSO DE SONORA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

PABLO BENAVIDES SECHSLINGLOFF

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren
Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Julieta Alejandra Rosell García
Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Oscar Luis Briones Villarreal
Instituto de Ecología, A. C.

MÉXICO, CD. MX.

Octubre, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/805/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día 07 de junio de 2021, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología**, del estudiante **BENAVIDES SECHSLINGLOFF PABLO** con número de cuenta **519011748** con la tesis **"EFECTO DE LA INDUCCIÓN DE PRADERAS DE ZACATE BUFFEL (*Cenchrus ciliaris* L.) SOBRE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN Y RESERVAS DE CARBONO EN EL MATORRAL ESPINOSO DE SONORA"**, bajo la dirección de la Tutora Principal **DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
Vocal: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Vocal: DRA. YARENI PERRONI VENTURA
Secretario: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 26 de agosto de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM por brindar las oportunidades de enriquecer el conocimiento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de maestría con clave de solicitud 2018-000068-02NACF

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), UNAM, con título “Efecto de la introducción de una especie exótica (zacate buffel) en las comunidades de pantas de matorral espinoso y xerófilo del estado de Sonora”, con clave de proyecto IN21220, por el apoyo a mi proyecto de tesis.

A la Dra. Clara Tinoco, a la Dra. Julieta Rosell y al Dr. Oscar Briones por su valioso apoyo con conocimiento y paciencia durante mis estudios de maestría.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Agradezco a mis padres y el resto de mi familia por su apoyo incondicional en cualquier proyecto que yo haga.

A Adriana Quiñónez Ley por su amor y paciencia. A su familia por recibirme y enseñarme sobre el bien.

A la Dra. Clara Tinoco por haberme aceptado como su alumno por varios años, por su apoyo, paciencia y la libertad creativa que permite en su grupo de trabajo.

A la Dra. Julieta Rosell y su grupo de trabajo por su apoyo y amistad durante mi estancia en Ciudad Universitaria.

Al Dr. Oscar Briones, por sus recomendaciones y apoyo a mi tesis y por impulsarme a participar en el Simposio Mexicano del Carbono.

A mis amigos Enrique y Tadeo por su valiosa ayuda en campo y por su amistad.

A mi amigo Leonardo Luken por su gran amistad y apoyo emocional.

A todos mis amigos de todos los grupos de amigos que tengo la fortuna de ser parte.

A los amigos que conocí durante la maestría.

Al Técnico José Fulgencio Martínez Rodríguez por su valioso apoyo en el trabajo de campo, de laboratorio y otros aspectos logísticos de mi tesis.

Al Técnico Enrique Solís Villalpando por los análisis elementales de hojas en laboratorio.

A los miembros del comité jurado: Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves, Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, Dra. Yareni Perroni Ventura, Dra. Julieta Alejandra Rosell García, por sus valiosos comentarios y aportaciones.

INDICE

	Página
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. Preguntas de investigación	7
2. ANTECEDENTES	8
2.1. Diversidad funcional de la vegetación	8
2.2. Escalando del proceso biológico hacia la función	9
2.3. Cuantificación de la diversidad funcional	12
2.3.1. Variación de los atributos funcionales y su implicación en procesos biológicos	18
2.4. Matorral espinoso en Sonora	19
2.5. El zacate buffel en Sonora	21
2.5.1. Breve historia de la expansión de su distribución geográfica: de África hacia Sonora	21
2.5.2. Problemas ecológicos por la implementación de praderas de zacate buffel	22
3. OBJETIVO GENERAL	24
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	24
5. HIPÓTESIS	25
6. MATERIALES Y MÉTODOS	27
6.2. Determinación de diversidad de especies	32
6.3. Muestreo de atributos funcionales	34
6.4. Determinación de índices de diversidad funcional	36
6.5. Muestreo de la concentración de carbono en vegetación arbórea y arbustiva	36
6.6. Estimación de la concentración de carbono en herbáceas y mantillo	37
6.7. Estimación de carbono orgánico en suelo	39
6.8. Análisis estadísticos	40

7. RESULTADOS	43
7.1 Equitatividad de especies	43
7.2. Comparación de riqueza y abundancia entre sitios	43
7.3. Similitud de composición de especies entre matorral espinoso y praderas de zacate buffel	44
7.4. Comparación de coberturas entre matorral espinoso y praderas	45
7.5. Medidas de la diversidad funcional	50
7.5.1. Medias y medianas de los atributos funcionales	50
7.5.2. Media ponderada de la comunidad (<i>MPC</i>) y divergencia funcional (<i>FDvar</i>) de los sitios	52
7.6. Reservas de carbono	56
7.6.1. Reservas de carbono de la vegetación	56
7.6.2. Reservas de carbono en el mantillo (<i>CM</i>)	58
7.6.3. Reservas de carbono orgánico en suelo (<i>CS</i>)	60
7.6.4. Carbono total por sitio de estudio (<i>CTS</i>)	62
7.7. Relación de las reservas de carbono con la diversidad de especies y la diversidad funcional	64
7.7.1. Relación entre la concentración de carbono en biomasa vegetal aérea en pie (<i>CBVA</i>) y la equitatividad de abundancias (<i>E</i>)	64
7.7.2. Relaciones entre diversidad funcional y reservas de carbono	65
7.7.3. Análisis de componentes principales	68
7.7.3.1. ACP con la media ponderada de la comunidad (<i>MPC</i>)	68
7.7.3.2. ACP con la divergencia funcional (<i>FDvar</i>)	71
8. DISCUSIÓN	75
8.1. El efecto del cambio de uso de suelo sobre las reservas de carbono de la biomasa vegetal viva en pie (<i>CBVA</i>) y sobre la diversidad funcional	76
8.1.1. Evidencias de disminución de <i>CBVA</i> a causa del cambio de uso de suelo	76
8.1.2 Dinámica de la reserva de carbono en biomasa vegetal viva en pie (<i>CBVA</i>) en coordinación con la diversidad funcional	80
8.1.2.1 El paso del matorral espinoso (<i>M</i>) a la pradera con un año de manejo (<i>1a</i>)	81
8.1.2.2 Dinámica hacia la pradera de 3 años (<i>3a</i>)	85

8.1.2.3 Dinámica hacia la pradera con 8 años de manejo (<i>8a</i>)	87
8.1.2.4 Características conspicuas en la pradera con 12 años de manejo (<i>12a</i>)	89
8.1.2.5 Dinámica hacia la pradera con 18 años de manejo (<i>18a</i>)	91
8.1.2.6 Generalidades de la dinámica de la diversidad funcional, <i>CBVA</i> y mecanismos a través de la secuencia de edades de manejo	93
8.2. Efecto del cambio de uso de suelo en la reserva de carbono en <i>suelo</i> (<i>CS</i>) y su relación con el carbono en mantillo (<i>CM</i>) y la diversidad funcional	97
8.2.1. Máximos de <i>CS</i> y <i>COS</i> y su relación con la diversidad funcional	99
8.2.2. El efecto de las condiciones abióticas en <i>CS</i> y <i>COS</i>	100
8.2.3. El papel de <i>CM</i> en <i>CS</i>	102
8.2.4. Cambios de <i>CM</i> entre sitios y su relación con la DF	103
9. CONCLUSIÓN.	105
Apéndice A. Presencia y ausencia de todas las especies	108
Apéndice B. Medias de atributos funcionales por sitio	110
Apéndice C. Valores de atributos funcionales por especie por sitio	111
Apéndice D. Estimaciones de carbono por parcela por sitio	116
Apéndice E. Resultados de los análisis no paramétricos para identificar diferencias significativas	117
Apéndice F. Experiencias y recomendaciones	118
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121

Índice de abreviaturas

<i>12a</i>	pradera con doce años de manejo
<i>18a</i>	pradera con dieciocho años de manejo
<i>1a</i>	pradera con un año de manejo
<i>3a</i>	pradera con tres años de manejo
<i>8a</i>	pradera con ocho años de manejo
<i>A</i>	altura
<i>ACP</i>	análisis de componentes principales
<i>AFE</i>	área foliar específica
<i>BVA</i>	biomasa vegetal aérea
<i>CBVA</i>	carbono en biomasa vegetal aérea
<i>CM</i>	carbono en mantillo
<i>CMSF</i>	contenido de masa seca foliar
<i>CNF</i>	concentración de nitrógeno foliar
<i>COS</i>	carbono orgánico en suelo
<i>CPF</i>	concentración de fósforo foliar
<i>CS</i>	carbono en suelo
<i>CTS</i>	carbono total en el sitio
<i>D</i>	índice de Simpson
<i>DET</i>	densidad específica de tallos
<i>DF</i>	diversidad funcional
<i>E</i>	índice de equitatividad
<i>FDvar</i>	divergencia funcional
<i>H'</i>	índice de Shannon
<i>ln</i>	logaritmo natural
<i>M</i>	sitio de matorral espinoso sin transformar
<i>MPC</i>	media ponderada de la comunidad

RESUMEN

El cambio de uso de suelo es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y de bienes y servicios que los ecosistemas generan para el mantenimiento de la vida y de las poblaciones humanas. La conversión de los ecosistemas a tierras para el manejo de ganado se ha extendido significativamente en las zonas áridas del mundo. Una actividad común es la introducción de pastos exóticos altamente productivos bajo condiciones adversas. Este caso lo ejemplifica el zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* L.), con el cual han sido transformados ecosistemas áridos a praderas en el noroeste de México. Esa actividad ha involucrado el desmonte total o parcial de la parte aérea de la vegetación, ocasionando la pérdida de la biomasa vegetal y afectando los reservorios de carbono en el mantillo y el suelo.

Los cambios ocasionados por el desmonte y la presencia del zacate buffel se han reflejado en cambios de la abundancia y dominancia de las especies y en la variación de los atributos funcionales de las plantas. La estimación de la diversidad funcional de las especies vegetales es útil para entender la respuesta del ecosistema a gradientes ambientales o disturbio. Cambios en la diversidad funcional pueden usarse para predecir los cambios en propiedades en un ecosistema, como la cantidad de carbono almacenado en sus reservorios, dada la relación que existe entre los atributos funcionales y el uso de recursos. En esta tesis se estudió el efecto de la inducción de praderas del zacate buffel en la diversidad funcional de la vegetación y su efecto en el reservorio de carbono en la biomasa vegetal aérea, mantillo y suelo en una cronosecuencia de praderas, en comparación con el matorral espinoso sin perturbar. Se estimaron seis atributos funcionales, para el cálculo de dos índices de diversidad funcional: divergencia funcional y media ponderada de la comunidad de cada atributo.

Se encontró que el cambio de uso de suelo puede causar la reducción significativa del almacén de carbono de la biomasa vegetal aérea, mientras que las reservas en mantillo y suelo fueron menos afectadas. Las praderas con menor tiempo de manejo resultaron con pérdidas de alrededor del 90% del carbono almacenado en biomasa vegetal aérea relativo a lo encontrado en el matorral espinoso sin transformar, tal reducción tuvo significancia estadística. La mayor reducción de mantillo se encontró en una de las praderas con menor tiempo de manejo, con una reducción aproximada del 65 % respecto al matorral, aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas. El suelo mostró ligeras pérdidas e

incrementos respecto al matorral, aunque sin diferencias estadísticas. La vegetación dominante de las praderas de menor edad mostró funciones relacionadas con la captación lenta de recursos; también fue evidente que el zacate buffel superara en abundancia al resto de las especies dominantes en la mayoría de las praderas. Las praderas de mayor edad mostraron la recuperación del carbono almacenado en la biomasa aérea, pues esos valores se asemejaron a los del matorral. Tales praderas presentaron dos tipos de estrategias de adquisición de recursos: de adquisición rápida y de adquisición lenta de recursos.

Los atributos de las comunidades estudiadas que mejor explicaron la reserva de carbono en la biomasa vegetal aérea fueron la altura de la vegetación y el contenido de nitrógeno foliar, revelado por los análisis de regresión lineal. Los análisis de componentes principales ayudaron a revelar el papel que otros atributos tuvieron en la variación de almacenes de carbono a través de los sitios de estudio, como el área foliar específica y el contenido de fósforo foliar y su relación con el carbono en suelo. También se encontró que el mantillo posiblemente ayudó a incrementar la reserva de carbono en suelo. Por su parte, una de las praderas con mayor pérdida de carbono de biomasa vegetal aérea presentó la menor diversidad funcional, revelado por una baja divergencia funcional de la mayoría de los atributos; tal pradera tuvo dominancia de pocas especies de plantas y esta propiedad también se relacionó con un valor bajo del reservorio de carbono.

No se rechazó la hipótesis de que el cambio de uso de suelo puede causar pérdidas de la biomasa vegetal aérea debido al desmonte de vegetación nativa y que el zacate buffel puede tener gran influencia en la diversidad funcional debido a su dominancia. En la mayoría de las praderas el zacate buffel presentó una abundancia sobresaliente, lo cual tuvo un efecto en los índices de divergencia funcional y en la media ponderada de la comunidad de los atributos. Las praderas de menor edad mostraron generalmente menor divergencia funcional, seguramente ocasionado por la pérdida de riqueza dominante y el incremento de abundancia de pocas especies que se asemejaron en sus valores de atributos funcionales.

Palabras clave: cambio de uso de suelo, diversidad de especies, atributos funcionales, servicios ecosistémicos.

ABSTRACT

Land use change is one of the main causes of biodiversity loss and ecosystem services degradation. Transformation of ecosystems to rangelands has been extended significantly in drylands around the world. A common practice to feed the livestock is the introduction of highly productive exotic grasses that can thrive under adverse environmental conditions. This case can be represented with buffelgrass (*Cenchrus ciliaris* L.), which has been introduced in dry ecosystems in Sonora, México to satisfy livestock production. Buffelgrass is sown in the field after a partial clearing of the native vegetation, which is a cause for the loss of the carbon stock in aboveground biomass, plant richness and plant cover. As a source of biomass and carbon to other carbon reservoirs in the ecosystem, the loss of aboveground biomass can be reflected in other stocks in the ecosystem, such as those in litter biomass and in soil.

Land clearing and buffelgrass presence can modify the values of the functional traits in the plant community. Plant functional traits are biotic controls of some ecosystem processes. Traits such as specific leaf area can be easily measured, and it offers information about the resource use characteristics of a plant species. A high value generally is interpreted as a fast resource use strategy; the same can be said about high values of other attributes, such as leaf nitrogen content. With attribute values from the species in a community, different functional diversity indexes can be calculated to obtain information about the main strategies in the community, and that information can be related to the state of an ecosystem process. Functional diversity can be used to predict ecosystem properties, such as different carbon stocks, because of the relationship between functional traits and resource use.

The present thesis presents a study of the effect of buffelgrass pastures on plant functional diversity and carbon stocks. Pastures with different time of manage were studied in order to have a sequence of age of management. These pastures were compared with a non-disturbed thornscrub site. All the sites were in a ranch where native vegetation is thornscrub, in Sonora, México. Carbon stocks were estimated for different components: aboveground plant biomass, biomass litter and soil. Values of six functional traits were measured on the dominant vegetation to calculate the functional divergence and community weighted mean functional diversity indexes for each trait at each site. Data were analyzed to

determine statistical differences between pastures and thornscrub, plus the relationship between functional diversity and carbon stocks was explored.

Results reveal that carbon in aboveground biomass was significantly reduced in pastures with little management time. These pastures were represented with functions related to slow resource acquisition, plus buffelgrass was highly abundant. The aboveground carbon in biomass in these sites was reduced by approximately 90 % relative to untransformed thornscrub, and that change was statistically significant. One of those pastures showed the major reduction in litterfall carbon stock, by 65 % relative to thornscrub, although there were no statistical differences. Soil carbon stocks showed lower differences between pastures and thornscrub, and no statistical differences were found. Pastures with higher management time showed increase in aboveground biomass carbon stock and presented combined characteristics slow and fast resource use according to the functional diversity indexes.

Plant height and leaf nitrogen content were the traits that best explained carbon stocks of the aboveground plant biomass across sites, as revealed by linear regression analysis. The principal component analysis revealed that other attributes could potentially control carbon stocks variation, such as specific leaf area and leaf phosphorus content and their correlation to soil carbon. It was also found that carbon in litterfall can increase soil carbon. One of the pastures with significant biomass carbon losses showed very low functional divergence for most of the traits, plus had few dominant species, and this property was related with a low carbon content in the mentioned reservoir.

I didn't reject the hypothesis that stated land use change can cause aboveground biomass loss owed to land clearing, and that buffel grass dominance can have more influence in the community functional diversity. In most pastures buffel grass abundance excelled above other species, which was a factor related to more influence from this species in the community weighted mean. Younger pastures generally showed less functional divergence, which could have been caused by a low number of dominant species and the increment of abundance of few species that had similar trait values.

Key words: species diversity, functional traits, ecosystem services, functional diversity, land use change.

1. INTRODUCCIÓN

Las áreas naturales transformadas por el hombre, como a tierras de cultivo y de pastoreo han incrementado significativamente y se estima que la tasa de cambio prevalecerá en décadas futuras (Steffen et al., 2015). Los biomas más extensos y aprovechados globalmente son los bosques tropicales y semitropicales, pastizales, bosques templados (Mooney et al., 2009) y las zonas áridas (Safriel y Adeel, 2005). La pérdida de biodiversidad y sus funciones y la de servicios ambientales que resultan de este aprovechamiento es un problema global primordial que debe ser atendido en los planes de manejo sustentable de los ecosistemas (Millenium Ecosystem Assesment, 2005; Balvanera et al. 2006; Díaz et al. 2019; IPBES, 2019). Las complejas relaciones entre los procesos biológicos y las funciones ecosistémicas se han estudiado ampliamente, por lo que recientemente se ha reconocido el papel de los atributos funcionales de la vegetación en el funcionamiento del ecosistema (van der Plas, 2019). Al definir las características de aprovechamiento de recursos disponibles, la diversidad funcional de comunidades vegetales tiene el poder de explicar algunas funciones de los ecosistemas, como la captación de CO₂ y la concentración de carbono en biomasa vegetal (Conti y Díaz, 2013; Tahmasebi et al. 2017; Conti et al 2018). Entender la alteración de la biodiversidad funcional frente al cambio de uso de suelo puede ayudar a encontrar las bases científicas para el desarrollo sustentable de las actividades productivas que dependen de los recursos naturales albergados en los ecosistemas.

En el noroeste de México, la ganadería ha sido causa de un importante cambio de uso de suelo por la transformación de matorral xerófilo y espinoso a praderas del pasto exótico *Cenchrus ciliaris* L. (zacate buffel) (Tinoco Ojanguren et al 2013; Hinojo-Hinojo et al 2019) Su alta productividad bajo condiciones áridas ha sido la causa de su introducción en diversas zonas áridas y semi-áridas del mundo, lo cual a su vez ha causado problemas ambientales, acrecentados además por el carácter invasor de la especie (Marshall et al. 2012). La implementación de praderas de zacate buffel ha causado la pérdida de biodiversidad y la modificación de las funciones de los ecosistemas. El desmonte casi total (parcial) de la vegetación nativa y la siembra del pasto son causas principales de la pérdida de diversidad de especies de plantas y de biomasa, además de la reducción de la productividad primaria, lo cual es acrecentado por la ocurrencia de fuegos, que es un nuevo factor ecológico de

perturbación provocado por la combustión de la biomasa seca en pie del zacate buffel (Kauffman et al., 2003; Franklin y Molina-Freaner, 2010; Tinoco-Ojanguren et al 2013; Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016). Promover el establecimiento y dominancia de una especie exótica altera las propiedades de la comunidad vegetal y del ecosistema, sobre todo si especies nativas importantes para una función del ecosistema son eliminadas (Ignace y Chesson, 2014). Entender los efectos de la ganadería es importante sobre todo porque implica dos de las principales causas de extinción: el cambio de uso de suelo y la invasión por especies exóticas (Pejchar y Mooney, 2009).

El ambiente y su variación espacial y temporal presenta filtros bióticos y abióticos que excluyen valores de atributos funcionales y por lo tanto especies que no pueden desarrollarse bajo ciertas condiciones (Díaz et al., 2004; Westoby y Wright, 2006; Lambers et al 2008). Los valores, rangos, distribución y abundancia relativa de los atributos funcionales de los organismos que conforman un ecosistema se ha denominado diversidad funcional (DF) (Díaz et al., 2007). La DF en una comunidad vegetal se genera de la riqueza y abundancia de especies y esas variables están controlados por la disponibilidad de recursos (Mason et al, 2005; Mason y de Bello, 2013), por interacciones ecológicas relacionadas con la disponibilidad de recursos, como la competencia y el nodricismo, y por diversas condiciones climáticas como la temperatura y precipitación (Wright et al., 2004; Garnier et al 2004, Westoby y Wright, 2006; Conti y Díaz, 2013, Díaz et al., 2016, Tahmasebi et al., 2017). La DF tiene un papel en el ensamblaje de comunidades porque la variación de atributos funcionales puede explicar cómo una especie puede desarrollarse bajo condiciones de vida específicas (Keddy y Weiher, 2004). La DF y los factores que la controlan varían naturalmente, pero las transformaciones antropogénicas de los ecosistemas provocan perturbaciones que pueden intensificar y/o introducir factores de variación, como la pérdida de biodiversidad por el desmonte parcial de la vegetación nativa y la introducción de especies exóticas invasoras. Estos procesos de perturbación pueden destruir las relaciones mutualistas positivas y/o inducir a relaciones de competencia o alelopatía.

La implementación de praderas de zacate buffel ocasiona cambios en las funciones ecosistémicas relacionadas con los procesos biológicos de la diversidad vegetal (Franklin et al., 2006). Las funciones ecosistémicas operan bajo controles abióticos, como el clima y el

tipo de suelo, y bióticos, como la biodiversidad de plantas (Suding et al., 2008, Grace et al., 2016). La perturbación como el desmonte, el efecto del ganado (pisoteo, herbivoría y deposición de heces fecales) y la dominancia del zacate buffel modifican la riqueza y abundancia de especies nativas, así cambiarían los valores de la DF y el funcionamiento del ecosistema, dependiendo del nivel de perturbación y la biodiversidad capaz de desarrollarse en un sistema perturbado. El estudio de sistemas perturbados en una secuencia de tiempo ha permitido determinar las funciones del ecosistema más sensibles al disturbio y si es posible la recuperación de las características ecosistémicas normales (Shugart, 2013; Yereña-Yamallel et al., 2014; Morales-Romero et al., 2015).

En esta tesis se estudió la diversidad funcional de praderas de zacate buffel en un gradiente de tiempo de inducción y uso, comparando praderas de diferente edad con un sitio de matorral espinoso sin conversión. De una variedad de atributos funcionales de la comunidad se exploró cuáles explicaron mejor las reservas de carbono en la biomasa vegetal, mantillo y suelo. Este trabajo ofrece evidencias de la profundidad del efecto que el cambio de uso de suelo puede tener sobre la diversidad funcional del componente vegetal del ecosistema. La información generada reveló como la diversidad funcional de algunos atributos afecta los servicios del ecosistema.

1.1. Preguntas de investigación

- ¿Cuál es el efecto del cambio de uso de suelo de matorral espinoso a pradera de zacate buffel en la diversidad funcional y de especies y en los almacenes de carbono?
- ¿Cuál es efecto de la edad de la pradera sobre tales variables?
- ¿Cómo afecta la diversidad funcional y de especies las reservas de carbono?
- ¿Hay relación entre la diversidad de especies y diversidad funcional a través de la cronosecuencia?

2. ANTECEDENTES

2.1. Diversidad funcional de la vegetación

La diversidad de especies y de sus funciones mantiene las propiedades ecosistémicas (Balvanera et al. 2006), por lo que a mayor riqueza (número de especies) existirá mayor aprovechamiento de recursos (Tilman y Lehman, 2002). Una noción clásica de medir la diversidad biológica (alfa) en relacionar el número de especies con las abundancias de cada una, en los llamados índices de diversidad, como el índice de Simpson (D) (Smith y Smith, 2007). El valor de tales índices da una evidencia numérica sintetizada de la diversidad, más no consideran específicamente las características de las especies (Tilman y Lehman, 2002). Considerar los procesos biológicos y la ecología de las especies implica tener noción sobre su papel en las funciones del ecosistema. Por ejemplo, el efecto nodriza proporcionado por especies fijadoras de nitrógeno ayuda a crear condiciones favorables para el desarrollo de otras especies de plantas, por medio de lo que se ha denominado islas de fertilidad en el matorral xerófilo del Desierto Sonorense (Celaya-Michel et al., 2015) La faceta funcional de la biodiversidad implica conocer la diversidad de procesos biológicos y funciones de los organismos con relación con su ambiente y sus repercusiones en el ecosistema (Garnier et al., 2015).

El reino vegetal cobra gran importancia en el estudio de funciones ecosistémicas porque es una parte significativa de un bioma, tanto por las funciones que lleva a cabo como por la proporción de espacio que ocupa. Las plantas representan aproximadamente el 99% de la materia viva en un ecosistema, capturan y procesan recursos tales como el agua, CO₂, oxígeno y nutrientes del suelo y determinan la cantidad y calidad de los hábitats y sustratos que son aprovechados por el resto de los organismos (Grime, 2003). Los procesos biológicos y las funciones de las plantas consisten en las actividades que realizan, desde nivel celular hasta organísmico, que resultan en efectos a nivel del ecosistema y la biosfera (Garnier et al., 2015).

Considerando factores genotípicos y fenotípicos es evidente que diferentes especies tendrán fisiologías diferentes, incluso en grupos taxonómicos relacionados. Tan solo la familia Euphorbiaceae incluye árboles, herbáceas y plantas suculentas muy similares a

cactáceas (Britannica, 2017). Dentro de la familia se presenta una gran variación funcional, comprobado tan solo por las formas de vida y las vías fotosintéticas presentadas, como MAC (metabolismo ácido de las crasuláceas), C3 y C4, que les ha permitido adaptarse a diferentes ambientes (Webster et al., 1975). Una situación similar podría encontrarse dentro de una comunidad vegetal. Considerando, por ejemplo, las características funcionales de la vegetación del matorral espinoso, podemos encontrar especies de cactus MAC, árboles de leguminosas C3 y pastos C4 (Tinoco et al., 2013). Esta situación genera diversidad funcional en un grupo de diferentes especies que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos y filogenéticos y que coexisten dentro de una comunidad vegetal. Así, la diversidad de funciones puede encontrarse dentro y entre grupos taxonómicos y esta es una propiedad que fácilmente puede encontrarse dentro de un ecosistema natural. Las variaciones fisiológicas y estrategias adaptativas permiten a determinadas especies desarrollarse bajo condiciones ambientales y ecológicas específicas.

2.2. Escalando del proceso biológico hacia la función del ecosistema

Las funciones de un ecosistema se derivan de los procesos biológicos de los organismos. La fotosíntesis es un proceso realizado por las plantas con el cual resulta la producción de biomasa, la cual se considera una función del ecosistema. El funcionamiento de un ecosistema resulta del colectivo de actividades de los organismos, de sus procesos vitales, de las interacciones intra e interespecíficas y los efectos de estas actividades en las características del ambiente biótico y abiótico (Virginia y Wall, 2013).

A grandes rasgos las plantas terrestres han tenido una función importante en la producción de oxígeno a través del tiempo geológico, lo que a su vez permitió la evolución y desarrollo de otras formas de vida (Figura 1). Este ejemplo es muy generalizado, es decir, trata de toda la diversidad de un reino biológico sobre una propiedad global. Aun así, el ejemplo considera la identidad y procesos biológicos de un grupo de organismos: las plantas y su capacidad de fotosintetizar [Garnier et al. (2015) citando a Holland (2006)].

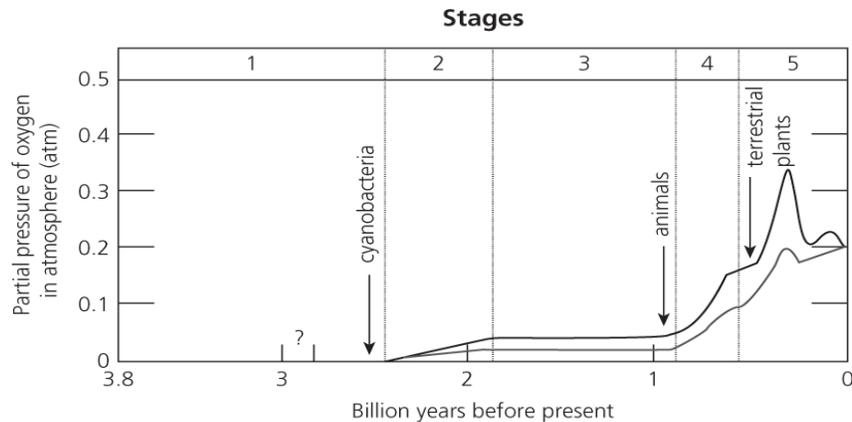


Figura 1. Cambios de la concentración de oxígeno en la atmósfera de la Tierra a través de miles de millones de años. La evolución de las cianobacterias dio comienzo al alza de la concentración del oxígeno atmosférico durante el Eón Arcaico. Millones de años más adelante la evolución de las plantas terrestres ocasionó el incremento del oxígeno atmosférico, durante el periodo Carbonífero, estabilizándose hasta el presente. Tomado de Garnier et al., 2015.

Cuando se trata a un grupo tan variado como las plantas es importante generar métodos sistemáticos que sinteticen tanta diversidad de formas y características fisiológicas. Una clasificación clásica y de las primeras aplicadas es la de tipos o grupos funcionales. Consiste en una categorización cualitativa de diferentes especies que tienen en común alguna propiedad fisiológica, morfológica o fenológica (Garnier et al., 2015). La forma de crecimiento y la vía fotosintética (C3, C4 y MAC) han sido criterios muy utilizados. Una de las aproximaciones más tempranas y populares de descripción de la diversidad vegetal bajo un criterio funcional es el de Raunkiaer, que se remonta al año 1909. Consiste en clasificar las formas de vida de las especies según la altura de la planta a la que se encuentran sus estructuras de regeneración. Este criterio refleja adaptaciones al clima (Kershaw, 1973). La clasificación según las adaptaciones al ambiente, como los grupos tolerantes al estrés, competidores y ruderales, es otro enfoque que indica qué tipo de características funcionales de las plantas se pueden encontrar en el ecosistema (Grime, 2003).

Chapin III et al. 1998 demostraron el efecto de los grupos funcionales en una función del ecosistema. En una simulación de una estepa se observó el efecto de tipos funcionales de pastos sobre la productividad primaria neta (PPN) (Figura 2). Se definieron los tipos funcionales según las vías fotosintéticas y características de las raíces. En el modelo se fueron descartando grupos, del más al menos abundante. Entre delecciones se permitía que la comunidad llegara a una composición estable y se calculaba la PPN. El primer grupo removido fue el de pastos C4 de raíces someras, que constituían el 90% de la PPN; el

resultado fue la reducción de la productividad en un 10% y otros grupos funcionales ocuparon los nuevos recursos disponibles. Después se quitó un grupo de pastos con raíces de profundidad media, añadiendo una pérdida de productividad del 15%. La remoción del siguiente grupo, pastos C3 de raíz profunda, no produjo más cambios en PPN, pero la variación interanual de PPN incrementó drásticamente. Esto último sugiere la reducción de la capacidad de amortiguar los efectos de variación del clima. La delección de un cuarto grupo (pastos C3 de raíces medio profundas) resultó en la expansión de un grupo previamente poco abundante de la comunidad (pastos C4 de raíz profunda), además la PPN regresó a niveles originales, pero resultó una comunidad diferente

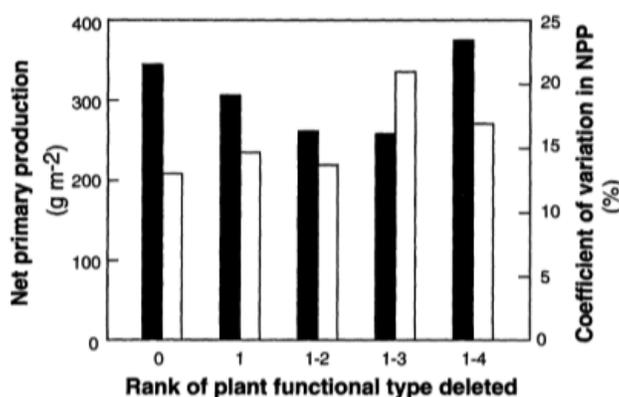


Figura 2. Simulación de la productividad primaria neta (barras negras) y su coeficiente de variación anual (barras blancas) en una estepa. Se midió la respuesta de las variables según se eliminaban acumulativamente tipos funcionales de plantas. Tomado de Chapin III et al., 1998.

Actualmente el estudio de los valores de los atributos funcionales de la biodiversidad está cobrando importancia debido a que ofrecen una explicación detallada de la relación de los procesos biológicos con las funciones ecosistémicas. Los atributos funcionales de las plantas pueden entenderse como valores cuantificados a partir de ciertas características fisiológicas, morfológicas, fenológicas y bioquímicas al nivel de individuo (Kattge et al 2020). Tienen una influencia directa sobre la capacidad de aprovechar recursos, además pueden ser modificados por factores bióticos y abióticos, como el clima, disponibilidad de nutrientes, disturbio, enfermedades, parasitismo, competencia, entre otros. Los atributos pueden ser de respuesta y de efecto y ambos no son mutuamente excluyentes. Los primeros hacen referencia a aquellos que pueden ser modificados por factores externos al organismo y que influyen en la colonización, desarrollo y supervivencia. Los atributos de efecto pueden

tener un papel en alguna función del ecosistema, como en el ciclo de nutrientes o en la productividad (Díaz et al., 2013; Nock et al., 2016).

Los atributos funcionales de la vegetación tienen un efecto sobre las propiedades de las comunidades (Díaz et al, 2004) y las funciones del ecosistema (Suding et al., 2008). El aprovechamiento de recursos puede estudiarse a través de algunos atributos funcionales, como el contenido de nutrientes en las hojas (Castellanos et al., 2018). La variación de la capacidad de aprovechar un rango disponible de cualquier recurso en el ecosistema puede generar diferentes valores de un atributo funcional en la comunidad de plantas. El rango de valores de un atributo en una especie puede ser representativo de su nicho ecológico (Mason et al., 2005). Por ejemplo, las diferencias de altura de planta y el área de hoja (atributos funcionales) intervienen en la competencia por luz, lo cual permite el aprovechamiento de este recurso en diferentes estratos de altura de la comunidad. Esos atributos intervienen, entre otros procesos, en la capacidad fotosintética y la cantidad de biomasa producida por la planta.

Mucha de la variación de los atributos entre especies se asocia con diferentes estrategias de desarrollo dentro de un ambiente físico común, el cual filtra algunos valores de atributos y especies que son inviables (Keddy y Weiher, 2004; Westoby y Wright, 2006). La variación de los atributos funcionales se relaciona con estrategias ecofisiológicas necesarias para el éxito de desarrollo en el ambiente abiótico, como las variaciones del clima y del suelo, y biótico, como la competencia y facilitación por otros organismos. Así, el ensamblaje y composición de la comunidad puede ser abordado a partir de la variación de valores de los atributos funcionales (Díaz et al, 2004).

2.3. Cuantificación de la diversidad funcional

Así como existen índices para sintetizar la riqueza y abundancia de las especies en una comunidad, también los hay para la variabilidad de valores de un atributo funcional. La diversidad funcional (DF) se define como los valores, rangos, distribución y abundancia relativa de los atributos funcionales de los organismos que conforman un ecosistema (Díaz et al 2007). Se mide a través de índices matemáticos que explican algún componente de la diversidad, como la riqueza, divergencia y equitatividad (Mason et al., 2005). Por esto la DF tiene analogía con la diversidad de especies, incluso se puede determinar la diversidad funcional alfa, beta y gama (Mason et al., 2013). Para determinar la DF generalmente se

necesita determinar la riqueza y abundancia relativa de especies y los valores de al menos un atributo de las especies en una comunidad.

Una forma de observar la diversidad funcional y sus componentes es haciendo una analogía con la abundancia de especies en una comunidad. En una gráfica de columnas, las especies en el eje horizontal se sustituyen por el valor presentado de un atributo funcional y el eje vertical mide la abundancia de cada valor (Figura 3; Mason et al, 2005). Un posible resultado es una alta similitud de las abundancias de los diferentes valores de un atributo (Figura 3A). Así surge la equitatividad (alta en el caso del ejemplo), que es uno de los componentes de la DF y que está estrechamente relacionada con la abundancia de las especies. Otro componente es la riqueza, que considera los diferentes valores del atributo presente en la comunidad independientemente de la abundancia de las especies. En la Figura 3 (A y B) el número de columnas puede tomarse como una cuantificación de la riqueza de la DF. Otro componente de la diversidad funcional es la divergencia, que es una medida de qué tan conglomerados o separados se encuentran los diferentes valores de un atributo en la comunidad. La aglomeración más o menos estrecha de los valores de un atributo alrededor de un valor central se interpreta como divergencia funcional. Los ejemplos de la Figura 3 exponen una divergencia alta, dado que las abundancias se reparten extensivamente entre todos los valores del atributo. La Figura 3B ejemplifica una alta divergencia también por que los valores se aglomeran estrechamente en diferentes secciones de toda la dimensión formada por el atributo funcional. Estos componentes de la diversidad funcional son ortogonales entre sí, por lo que la variación de uno no afecta la de otro.

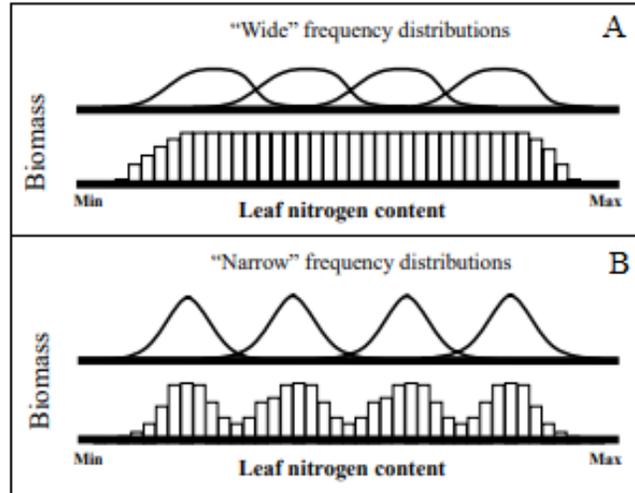


Figura 3. Componentes de la diversidad funcional. **A:** La equitatividad se refiere a que tan similares son las abundancias (o frecuencias) de los diferentes valores de un atributo en la comunidad; el ejemplo indica una alta equitatividad de la concentración de nitrógeno en hojas. **B:** La divergencia se refiere a que tan agrupados están los diferentes valores de un atributo funcional alrededor de un valor central de la comunidad; el ejemplo indica una tendencia a la diferenciación de grupos, lo que denota una alta divergencia de la concentración de nitrógeno en hojas en una comunidad. Cada barra en ambos ejemplos puede tomarse como un valor que forma parte de la riqueza de valores de la concentración de nitrógeno en hojas. Tomado de Mason et al. (2005).

Uno de los índices de DF más utilizados por su facilidad de cálculo e interpretación es la media ponderada de la comunidad (*MPC*). Este índice determina la tendencia dominante del valor de un atributo funcional en la comunidad y, al ser una ponderación de los valores de un atributo con la abundancia, una especie con la mayor abundancia puede tener mayor influencia en el resultado (Ecuación A). Los datos necesarios son la abundancia relativa de las especies y el valor de un atributo funcional por especie (Lavorel et al., 2008). La Imagen 1 ayuda a interpretarlo fácilmente tomando en cuenta la altura de planta (*A*). Hipotéticamente es una pradera con solo dos especies: una arbórea y una herbácea (un pasto). El pasto es la especie dominante en esta comunidad, por lo tanto la *MPC* resultaría similar a la media aritmética de la altura del pasto.

Ecuación A
$$MPC (atributo_x) = \sum_{i=1}^S p_i x_i$$

S: número total de especies

p_i : abundancia relativa de la *i* ésima especie

x_i : valor del atributo de la *i* ésima especie

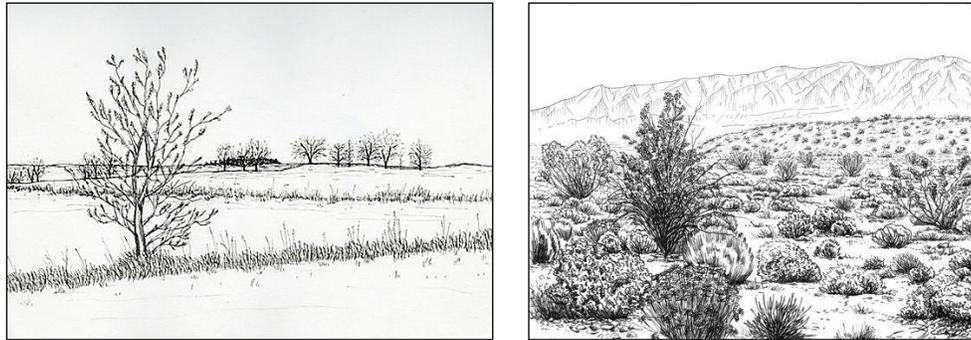


Imagen 1. Ilustraciones para ejemplificar dos comunidades vegetales: una poco diversa (izquierda) con dos especies (un pasto más abundante que un árbol) y otra más diversa (derecha), con mayor riqueza y abundancias más equitativas. Créditos de ilustraciones: Sok L. y Parsons L.

Se ha propuesto un método para relacionar la DF con funciones de los ecosistemas (Díaz et al., 2007). El método consiste en el estudio de gradientes ambientales, tratando de mantener constantes algunas variables con tal de que la variación se restrinja solamente a, por ejemplo, una característica climática y la diversidad de plantas. Este enfoque se ha aplicado en dos estudios similares, donde se relacionó la DF de diversos atributos con las reservas de carbono en el ecosistema por medio de modelos de regresión lineal (Conti y Díaz, 2013; Tahmasebi et al., 2017). Encontraron que la *MPC* de la altura se explicó significativa y positivamente las reservas de carbono de la biomasa vegetal aérea en pie (*CBVA*) en ecosistemas semi áridos (Figura 4). Esto demostró que la altura de las especies de mayor abundancia en la comunidad tuvo una influencia grande sobre una propiedad del ecosistema.

La hipótesis de proporción de biomasa (Grime, 1998) indica que la especie que tiene la mayor biomasa (la dominante) es la que principalmente controlará los procesos en un ecosistema. Además, estipula que la reducción de la abundancia de especies menos conspicuas no provocará cambios significativos en tales procesos. Los resultados de los trabajos previamente citados refuerzan tal propuesta utilizando un enfoque funcional.

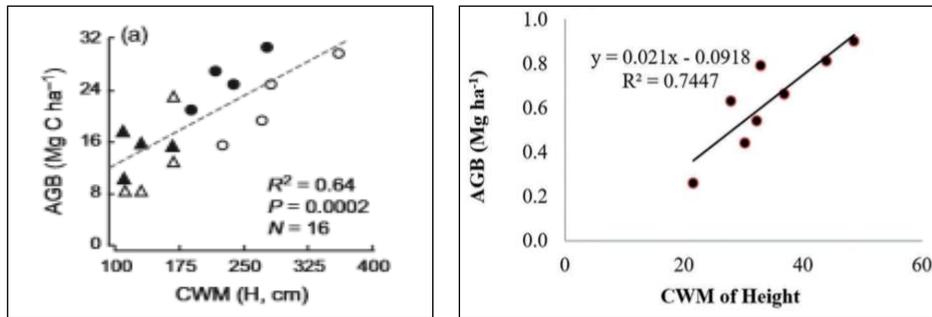


Figura 4. Ejemplos de la relación entre diversidad funcional y función del ecosistema. Se muestran los resultados del análisis de regresión lineal entre la media ponderada de la comunidad (CWM) de la altura de plantas (H) y las reservas de carbono de la biomasa vegetal aérea (AGB) encontrados en ecosistemas áridos por Conti y Díaz (2013; izquierda) y Tahmasebi et al. (2017; derecha). Ambos trabajos encontraron resultados significativos, concluyendo que la diversidad funcional tiene poder explicativo de las reservas de carbono en ecosistemas semi áridos. Tomado de las referencias.

En el ejemplo de la Imagen 1 (izquierda) una sola especie dominante (herbácea) controlaría significativamente la diversidad funcional y funciones del ecosistema. Al ser de una altura relativamente baja se esperaría una menor capacidad de producir biomasa por unidad de área en comparación con otras comunidades donde dominen especies de mayor altura. Este ejemplo resalta la importancia de una serie de propiedades morfológicas y fisiológicas inherentes a la identidad de las especies y su dominancia.

Se ha argumentado que a mayor riqueza de especies las funciones en un ecosistema cambian. Por ejemplo, se puede esperar un incremento en la cantidad de biomasa vegetal conforme aumenta el número de especies en una comunidad (Tilman, 2000). Una forma de interpretar la *MPC* se observó en el ejemplo de la Imagen 1 izquierda, pero no explica completamente la primicia, ya que, por un lado, resalta la importancia de una sola especie dominante, pero no resalta la importancia de una diversidad mayor. La Imagen 1 derecha puede ayudar en lo último. Se observa un sistema hipotético más diverso (mayor riqueza y abundancia), con especies de arbustos de diferente altura. Aquí se considera una riqueza y abundancia relativamente alta en el estrato de alturas medio, mientras que las especies más altas son menos abundantes. En esta comunidad la *MPC* de la altura tendría un valor similar a la media de la altura de los arbustos medianos. Así, varias especies dominantes con alturas similares entre sí impondrían sus funciones sobre la reserva de biomasa. Esto no descarta la complementariedad del resto de las especies sobre la biomasa, pues sumando su contribución, la biomasa incrementaría.

Con el ejemplo anterior es más evidente que la riqueza ayuda a incrementar el valor de una variable presente en el ecosistema. Esto hace referencia a la complementariedad de nicho, que indica que la alta diversidad de especies implica mayor diversidad de estrategias de aprovechamiento de recursos (Grime, 1998; Mason et al., 2005). Así, entre más especies coexistan, la proporción utilizada del rango disponible de un recurso aumentará, pudiendo incrementar la productividad primaria (Tilman y Lehman, 2001). La diferenciación de alturas se relaciona también con la variación de otros atributos, como el área foliar y la densidad de semillas (Díaz et al., 2016). La variación de los valores de esos atributos permite adaptaciones a diferentes condiciones de vida dentro de un hábitat, lo que da oportunidad de colonización y desarrollo a una diversidad mayor de especies. La suma de biomasa de esas plantas representa una reserva de biomasa del ecosistema, la cual se ha generado gracias a las adaptaciones que la variación de los valores de los atributos han permitido.

Un índice relacionado con la diferenciación del uso de recursos es el de la divergencia funcional (*FDvar*). Este toma valores entre 0 y 1, 1 indica mayor divergencia o mayor dispersión de los valores de un atributo respecto a un valor central en la comunidad (Villéger et al., 2008). Las variables para calcularlo incluyen la riqueza y abundancia de las especies y los valores de un atributo funcional. Regresando a la Imagen 1 izquierda y pensando en la dominancia de la herbácea cuyos individuos tienen alturas dentro de un rango específico, esta comunidad tendría una *FDvar* cercana al mínimo. Lo contrario ocurriría en el caso de la Imagen 1 derecha, dada la mayor variedad de estratos de altura de la comunidad, lo que se interpreta como una mayor divergencia del atributo.

Retomando el trabajo de Conti y Díaz (2013), observaron que la *FDvar* de la densidad específica de la madera (*DEM*) explicó negativa y significativamente las reservas de carbono en el ecosistema (Figura 5). Otro resultado fue que en las parcelas con mayores reservas de carbono hubo mayor *MPC* de *DEM*. Así, la diversidad funcional asociada a mayores reservas de carbono correspondió a valores altos de *DEM*, que se presentaron en la mayoría de las especies de esas comunidades. Tales sitios constituyeron comunidades con valores altos de ese atributo y las especies tuvieron valores similares entre sí. En las parcelas con menos carbono las especies se diferenciaron más en sus valores de *GEM* (*FDvar* tendiendo a 1),

simultáneamente la mayoría de las especies presentaron valores relativamente bajos del atributo.

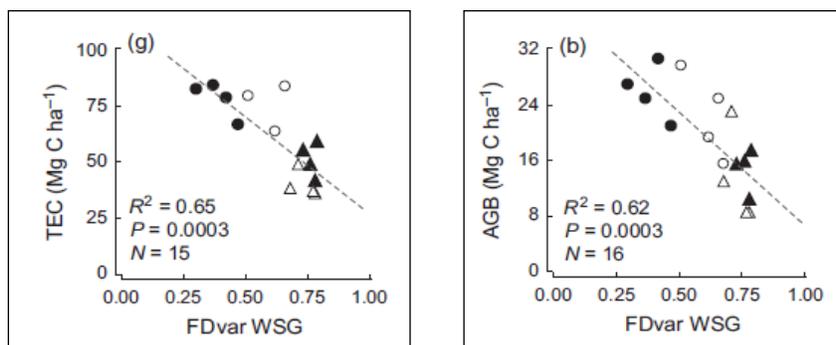


Figura 5. Análisis de regresión lineal de la divergencia funcional (FDvar) de la densidad específica de la madera (WSG) explicando las reservas de carbono total en el ecosistema (TEC) y en la biomasa aérea vegetal (AGB). Tomado de Conti y Díaz (2013).

Lo anterior tiene relación con las hipótesis de uso de recursos expuestas previamente. La hipótesis de la proporción de biomasa tuvo soporte porque los valores dominantes de un atributo se asociaron positivamente con las reservas de carbono y además resultaron mayores reservas cuando la mayoría de las especies compartieron la propiedad de un valor alto. Por otro lado, la hipótesis de diferenciación de nicho no fue apoyada por que la homogeneidad de valores del atributo contribuyó al incremento de la reserva de carbono, al menos según lo encontrado para *DEM* y los reservorios de carbono en los sitios correspondientes a los estudios citados.

2.3.1. Variación de los atributos funcionales y su implicación en procesos biológicos

Se ha encontrado que a nivel global los valores de algunos atributos funcionales siguen patrones. El espectro económico global de las hojas (Wright et al. 2004) y el espectro global de forma y función de las plantas (Díaz, et al. 2016) son marcos teóricos que sintetizan, a nivel global, la existencia de coordinación y disyuntivas entre algunos atributos funcionales de las plantas. Ya que fueron estudios a nivel global, también se demostró que la variación de atributos funcionales responde a condiciones ambientales, como el clima. Así, se ha dado un precedente para predecir cómo puede variar un atributo funcional en función de otro.

Algunos atributos funcionales se relacionan con la fisiología de captación de energía lumínica, asimilación de nutrientes, fijación de carbono y generación de biomasa (Díaz et al 2004; Westoby y Wright, 2006; Lambers et al 2008). Según el espectro global de forma y función (Díaz et al., 2016) una de las principales dimensiones de variación en las plantas consiste en la estrecha relación entre la masa foliar por área (*MFA*, o el inverso de área foliar específica) y la concentración de nitrógeno foliar (*CNF*). El espectro económico de las hojas también demostró tal relación (Wright et al., 2004). Esta dimensión está representada por un gradiente de especies. En un extremo están aquellas capaces de adquirir recursos a una tasa relativamente rápida (“adquisitivas” o “de retorno rápido”); presentan hojas de bajo costo de construcción y por ello se caracterizan por un valor bajo de *MFA* y alto de *CNF*, además presentan una alta tasa fotosintética (Reich et al., 1997) y de respiración y tiempo de vida corto. Las especies con tales características tienen un crecimiento más rápido, son oportunistas (o ruderales), y se establecen en un nuevo sitio con una alta disponibilidad de recursos (Schulze et al., 2019). En el extremo opuesto de la dimensión se presentan especies con una tasa de asimilación de recursos relativamente lenta (“conservadoras” o “de retorno lento”), presentan hojas con alta *MFA* y bajo *CNF*, tienen un tiempo de vida largo y son resistentes al estrés biótico y abiótico. Tales especies tienen un crecimiento más lento y pueden establecerse en sitios poco favorables (Schulze et al., 2019).

2.4. Matorral espinoso en Sonora

El matorral espinoso en Sonora (“thornscrub” en la literatura de habla inglesa) representa un tipo de vegetación de transición. Durante el Mioceno (hace 5.3 a 23.7) millones de años), después del levantamiento de las Sierras Madres, ocurrieron cambios climáticos y surgieron los bosques tropicales en tierras bajas, a lo largo de las costas de México y Centroamérica. Evolucionaron nuevas especies y coexistieron con las ya presentes, dando lugar a los bosques tropicales caducifolios (BTC). A lo largo de los bordes secos de esta vegetación evolucionó el matorral espinoso, que es un estado de transición entre el Desierto Sonorense y el BTC. Su vegetación es más baja y dispersa que el BTC y no requiere de mucha humedad. Durante el Mioceno el matorral espinoso pudo haber sido la vegetación dominante en regiones norteñas que ahora son parte del Desierto Sonorense; además puede ser el bioma ancestral

de muchas plantas y animales del Desierto. El Desierto Sonorense surge como tal por sequías a mitad del Mioceno (8 a 15 millones de años atrás), aunque algunas especies surgieron previo a este evento, las cuales también se adaptaron a la aridez. Algunas especies como *Guaiacum coulteri* A. Gray, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., *Parkinsonia praecox* (Ruiz & Pav. Ex Hook.) Hawkins, *Lophocereus schotii* (Engelm.) Britton & Rose y *Fouquieria macdougallii* Nash probablemente evolucionaron en el matorral espinoso (Van Devender, 2000).

En Sonora se han reconocido dos tipos de matorral espinoso, variando en composición de especies y en ubicación geográfica. Uno de ellos se denota como “matorral espinoso de piedemonte”, extendido hacia el norte y lo largo del límite este del Desierto Sonorense y en las laderas de los cerros y sitios de mayor altitud en la subdivisión Planicies de Sonora (Plains of Sonora según Shreve y Wiggins, 1964). Representa la transición entre la vegetación del Desierto Sonorense y el bosque tropical caducifolio del flanco occidental de la Sierra Madre Occidental. En el sur del Desierto se reconoce el “matorral espinoso costero”, caracterizado por la predominancia de *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. Ex Willd. y otros arbustos que coinciden con el tipo anterior: *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *Guaiacum coulteri*, *Haematoxylum brasiletto* H. Karst. y *Stenocereus thurberi* (Martínez-Yrizar et al., 2010). Los datos expuestos en la presente tesis se obtuvieron aproximadamente en el límite sureste del Desierto Sonorense (Imagen 2). Según la ubicación, el matorral espinoso estudiado puede coincidir con las características de ambos tipos.

El matorral espinoso en México es uno de los ecosistemas menos estudiados y más amenazados por actividades antropogénicas (Martínez-Yrizar et al., 2010). El impacto del cambio de uso de suelo ha sido estudiado en Sonora (Franklin et al 2006; Tinoco et al., 2013; Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016) y en el Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET) (Yerena-Yamallel et al. 2011; Yerena-Yamallel et al 2014). Una de las principales fuentes de disturbio en Sonora es la conversión a tierras de pastoreo; en el MET también y además se ha estudiado el impacto de la agricultura. En Sonora además se ha reconocido la importancia del matorral espinoso por su capacidad de proveer bienes y servicios de los ecosistemas, incluyendo el almacenamiento de carbono (Martínez-Yrizar et al., 2010).

2.5. El zacate buffel en Sonora

El zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) es un pasto nativo de regiones áridas de África y Asia occidental y ha sido introducido en diferentes ecosistemas áridos del mundo por acción del hombre. Su uso satisface la producción ganadera gracias a su alta tolerancia a la sequía y al intenso pastoreo. El zacate buffel puede invadir ambientes naturales diferentes a los de su distribución nativa, así como orillas de carreteras y espacios urbanos. Esto causa el desplazamiento de la flora y fauna nativa, la alteración del régimen de fuego y la disminución del valor estético de espacios urbanos con potencial para reforestación, entre otros. A pesar de su impacto ambiental, los estudios de sus efectos sobre la biodiversidad actualmente son escasos comparado con trabajos sobre su uso comercial. Ambos enfoques (uso y ecología) abren la discusión para erradicarlo de los ecosistemas naturales invadidos (Marshall et al. 2012).

2.5.1. Breve historia de la expansión de su distribución geográfica: de África hacia Sonora

El zacate buffel fue introducido a Estados Unidos de América (EUA), México y Australia hace alrededor de cien años. Específicamente en Australia fue un caso accidental ocurrido alrededor de 1870. Más tarde, en la década de 1920, ocurrió la introducción intencional como especie forrajera (Marshall et al. 2012). En 1946, semillas de zacate buffel con potencial forrajero fueron exportadas del Desierto de Turkana, África hacia EUA. La especie se introdujo y estableció exitosamente en el sur de Texas, cubriendo más de 4 millones de hectáreas (ha) entre 1949 y 1985. También se transportaron semillas a México, donde se sembró sobre 6 millones de ha en la costa oriental y 300 000 ha en la occidental (Cox et al. 1988). Específicamente en el estado de Sonora, México, se reporta su establecimiento a gran escala alrededor de 1970 (Franklin et al 2006). Cabe mencionar que la literatura no es muy clara sobre la fecha de establecimiento en el estado de Sonora.

El Patronato de Centro de Investigaciones Pecuaras del Estado de Sonora (PATROCIPES) ofrece en su página de internet varios artículos acerca del manejo de pastizales. Se trata de un importante reservorio de información sobre cómo se ha manejado

el zacate buffel en el sector ganadero sonorense, específicamente entre las décadas de 1970 y 1990. En uno de los reportes Alcalá-Galván (1995) cita a Aguirre (1994), indicando que el pasto se introdujo en Sonora en 1957, sembrándose por primera vez en el municipio de Navojoa.

El área de praderas de zacate buffel en Sonora ha incrementado en años recientes. Se estimó que la extensión de praderas en las Planicies de Sonora en el año 1973 era de 7,700 hectáreas (ha) y en el 2000 de 140,000 ha. La reciente cobertura de praderas de zacate buffel representa el 8 % de las Planicies de Sonora (Franklin et al 2006). Se ha estimado que 1.6 millones de hectáreas (ha) del territorio de Sonora ha sido transformado a praderas de zacate buffel, lo que corresponde al 8.9 % de la superficie total del estado (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006 citado por Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016).

2.5.2. Problemas ecológicos por la implementación de praderas de zacate buffel

En zonas áridas y semi-áridas el pastoreo del ganado puede ocasionar la pérdida de cobertura vegetal en un 30 a 40 %. Consecuentemente ocurre la pérdida de suelo por erosión eólica y pluvial, se reduce su profundidad, su capacidad de almacenar agua, la disponibilidad de nutrientes y la fauna edáfica. Esto ralentiza la recuperación de la cobertura vegetal y productividad primaria, lo cual finalmente tiene un efecto negativo sobre el pastoreo, pues los recursos necesarios para la alimentación del ganado son degradados por este proceso (Figura 6; Stafford-Smith et al 2009). El pisoteo del ganado perjudica las costras biológicas y micorrizas del suelo, degrada la infiltración de agua y el ciclo de nutrientes (Smith et al., 1997). Además, la introducción de pastos exóticos anuales (por ejemplo *C. ciliaris* y *Bromus tectorum*) en ranchos ha incrementado la frecuencia de incendios, lo que aumenta la mortalidad de especies perenes nativas, modificando la composición de las comunidades vegetales (Smith et al., 1997). Alrededor del 65 % del territorio que comprenden las zonas áridas mundialmente es usado como pastizales ganaderos (Safriel y Adeel, 2005), así que los problemas ocasionados por el pastoreo pueden tener una gran representación global.

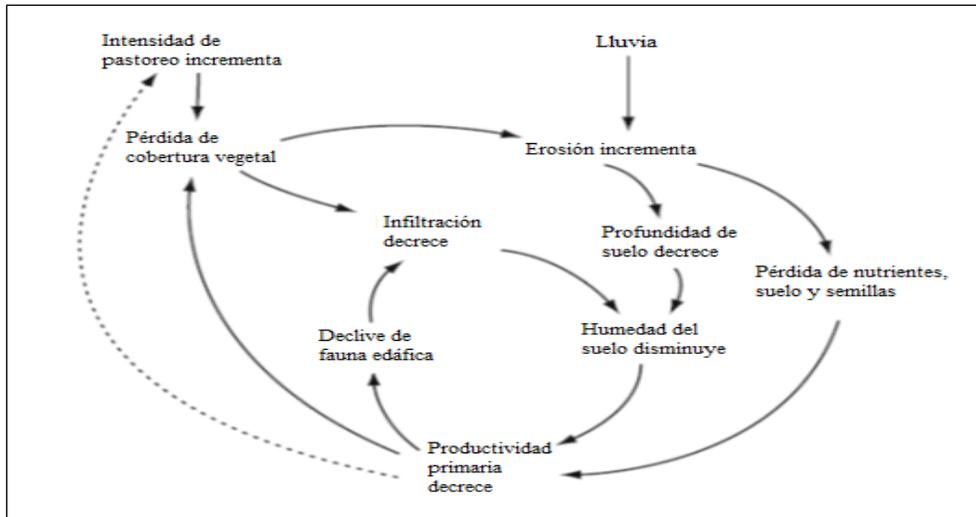


Figura 6. Efectos del pastoreo sobre funciones del ecosistema. Al incrementar la intensidad del pastoreo ocurre una cascada de efectos sobre algunas propiedades del suelo, de la vegetación y de la productividad primaria, que finalmente repercute negativamente sobre el pastoreo. La flecha punteada indica una contribución indirecta, el resto contribución directa (tomado y traducido de Stafford-Smith et al 2009).

El establecimiento del zacate buffel fuera de su hábitat nativo ha ocurrido por la transformación de vegetación natural a praderas, desde donde ha invadido espacios adyacentes. Es importante reconocer que el cambio de uso de suelo es una actividad antropogénica. La implementación de praderas facilita el establecimiento del zacate buffel por medio de la remoción parcial de la vegetación nativa y sembrado de la especie en el espacio desmontado. El desmonte es equivalente a la remoción de biomasa de la mayor parte de la vegetación. Esta especie, por su parte, tiene una alta facilidad de establecerse y desarrollarse en ecosistemas áridos y tales propiedades, sumadas a su alta productividad, han promovido su aprovechamiento en la ganadería, además, le confieren el carácter invasivo. Al disturbio por el cambio de uso de suelo, se agrega el efecto del ganado en el ecosistema transformado, como la compactación del suelo por pisadas, la herbívora y la adición de materia orgánica por las heces fecales (Eldridge et al., 2017). A esto se le agrega el papel del zacate buffel en el ecosistema, como sus propiedades fisiológicas para la producción de biomasa, intercambio gaseoso y uso del agua y nutrientes del suelo (Celaya-Michel et al., 2015).

La transformación a praderas de zacate buffel cambia algunos valores de las funciones del ecosistema (Franklin et al 2006) y características de las comunidades de plantas (Tinoco et al 2013). El uso de recursos para crecimiento, reproducción y dispersión de la exótica son factores a los que las nativas pueden responder. Podría darse una competencia fuerte, sobre todo si hay requerimientos similares por los recursos. La adecuación de las especies a un nuevo ambiente (como una pradera) está controlada por sus características funcionales y las posibles interacciones ecológicas interespecíficas, y estas características a su vez proveen de propiedades que explican las funciones de un ecosistema.

Una de las principales causas de extinción, junto a la transformación de los ecosistemas, es la invasión por especies exóticas (Pejchar y Mooney, 2009; Díaz et al. 2019). Los efectos de competencia y/o facilitación de especies invasoras sobre nativas pueden llevar a cambios de la riqueza y abundancia (Ignace y Chesson, 2014) y por lo tanto de la DF. Un escenario deseable para la conservación de funciones ecosistémicas es que la diversidad funcional de respuesta después del disturbio permita procesos similares a los previos al disturbio, con lo que se lograría conservar las características normales de dado ecosistema (Elmqvist et al 2003).

3. OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto del cambio de uso de suelo de matorral espinoso a pradera de zacate buffel en la diversidad de especies y funcional de la vegetación y en el almacén de carbono. Así mismo determinar la dinámica de cambio de estos parámetros a lo largo de un gradiente de tiempo de manejo.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Para cumplir con el objetivo general se estudió una cronosecuencia de praderas de zacate buffel con diferente tiempo de manejo y ubicación y se compraron contra un sitio de matorral espinoso sin conversión, lo que nos permitió seguir en el tiempo la dinámica de los cambios de diversidad funcional, de especies y de almacenamiento de carbono. Se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Determinar el efecto del cambio de uso de suelo en la dinámica de la composición y abundancia de especies de plantas.
2. Determinar el efecto del cambio de uso de suelo en la dinámica de la diversidad funcional de atributos de las plantas.
3. Determinar el efecto del cambio de uso de suelo en la dinámica de carbono almacenado en la biomasa vegetal aérea, mantillo y suelo.

5. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

El desmonte como práctica de cambio de uso de suelo reduce la abundancia y riqueza de especies de la vegetación nativa. La eliminación de la planta completa o su porción aérea reduce la cantidad de biomasa y consecuentemente las reservas de carbono en la vegetación, mantillo y suelo. La eliminación de plantas reduce la fuente de mantillo y raíces muertas y, por abatir la materia orgánica disponible para la descomposición, reduce los recursos incorporados al suelo. Por lo anterior, se plantea la siguiente hipótesis general: la transformación del matorral espinoso a praderas de zacate buffel por medio del desmonte de la mayor parte de la vegetación nativa causa la reducción de las reservas de carbono en la biomasa vegetal, mantillo y suelo. La sucesión en el tiempo de las praderas activas llevará a la recuperación de la diversidad de especies gracias a la permanencia de especies nativas debido al desmonte parcial, lo cual llevará a la recuperación de los almacenes de carbono. Se espera que no ocurra una recuperación total del ecosistema debido al manejo activo constante de las praderas.

Se propone la siguiente hipótesis respecto a los sitios con menos tiempo de manejo. El sembrado del zacate buffel posterior al desmonte facilita su dominancia en la comunidad afectada. En las praderas con menor tiempo de manejo, la dominancia del zacate buffel, sumado al desmonte reciente, promoverá la reducción en mayor magnitud de las reservas de carbono. Al ser un ambiente donde se abrió espacio para la colonización de la invasora, la disponibilidad de nutrientes para el zacate buffel pudo haber sido alta. Las praderas con menor tiempo de manejo presentarán características de fases iniciales de sucesión, siendo dominadas por especies de adquisición rápida de recursos y menores costos de producción

de biomasa. Las predicciones para las praderas con menor tiempo de manejo son las siguientes:

- Reducción de riqueza y cobertura de las especies del matorral espinoso e incremento de la abundancia del zacate buffel sobre las nativas.
- La media ponderada de la comunidad estará influenciada principalmente por los valores de atributos funcionales presentados por el zacate buffel
- Se reducirá la divergencia funcional debido a la alta abundancia del zacate buffel.
- En la comunidad, se esperan valores altos de la concentración de nutrientes en hojas y del área foliar específica, junto a la reducción de altura, densidad específica de tallos y contenido de materia seca foliar, aunado al cambio de dominancia de arbóreas y arbustivas a herbáceas. Estos rasgos funcionales indican la adquisición rápida de recursos y menores costos de producción de biomasa, así como se ha notado en fases iniciales de sucesión.
- La dominancia del zacate buffel, sumado al desmonte reciente, promoverá la reducción en mayor magnitud de todas las reservas de carbono.

Se propone la siguiente hipótesis respecto a los sitios con mayor tiempo de manejo. Conforme aumenta el tiempo de manejo puede ocurrir la sucesión ecológica secundaria. Las praderas estudiadas no fueron resemebradas con zacate buffel, así que la regeneración del mismo podría restringirse debido a la constante herbivoría por el ganado vacuno. La constante presencia del ganado también podría restringir la regeneración del matorral. Por otro lado, las plantas remanentes del matorral en la pradera podrían funcionar como nodrizas, aportando condiciones favorables para la regeneración de las especies del matorral espinoso. Las especies remanentes que se esperarían encontrar en las praderas son arbóreas altas, debido a que funcionan para dar sombra a las vacas y proteger de la erosión del suelo durante las etapas tempranas del desmonte. El desmonte parcial se recomienda para evitar la erosión del suelo y permitir el éxito del zacate buffel en las praderas.

El constante disturbio por la actividad del ganado y la posible regeneración resultarían en el incremento de las reservas de carbono respecto a las praderas de menor edad. A su vez, los rasgos funcionales de la comunidad podrían caracterizarse por la ralentización del uso de recursos e incremento de costos de construcción de la biomasa vegetal, debido al incremento

de riqueza y abundancia de arbustivas y arbóreas. Las predicciones para las praderas con mayor edad de manejo son:

- Incremento de riqueza y abundancia de especies del matorral espinoso.
- La medias ponderadas de la comunidad tomarán valores semejantes a los valores de atributos de arbóreas y arbustivas.
- Incrementará la divergencia funcional debido al incremento de riqueza.
- Los valores de la concentración de nutrientes en hojas y el área foliar podrían reducirse; las alturas, la densidad de tallos y el contenido de masa seca foliar incrementarían.
- Incremento de las reservas de carbono respecto a las praderas de menor tiempo de manejo. A pesar de eso, los valores seguirán siendo menores a los del matorral espinoso sin transformar. La sucesión ecológica es un proceso que puede llevar varias décadas o siglos. La presente cronosecuencia podría corresponder a una etapa de sucesión temprana; sumando el efecto del ganado, el incremento de reservas de carbono a través del tiempo no podría resultar en reservas igual o mayores a las del matorral espinoso sin transformar.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

Los sitios de estudio corresponden a la sección de matorral espinoso ubicada hacia el límite sureste del Desierto de Sonora, dentro del estado de Sonora, México. El clima de la región de estudio es cálido, con precipitación media anual de 476.4 milímetros (mm). El mes más lluvioso es julio, con un promedio de 150.6 mm y el más seco es abril, con 3.0 mm. La temperatura media anual es de 22.8° C y julio es el mes más caluroso, con 30.8° C y enero es el más fresco, con 14.9° C (Servicio Meteorológico Nacional, 2019). Se presenta el diagrama ombrotérmico (Figura 7) con datos de la estación meteorológica San José de Pimas, que es la más cercana al sitio de estudio, con coordenadas 28° 42' 48'' N, 110° 20' 54'' O .

El suelo de la zona se clasifica predominantemente como aridisol, derivado de rocas sedimentarias y con bajo contenido de materia orgánica y poca fertilidad (INEGI, 1988 citado

por Morales-Romero et al., 2015). Morales-Romero et al., (2015) reportaron para la misma zona de matorral espinoso una composición de suelo de 69.6 % arena, 12.0 % limo y 18.4 % arcilla y un pH de 7.1 en la capa de 0 – 10 cm de profundidad del suelo. Acorde a la capa de información geográfica de edafología publicada por INIFAP-CONABIO (2001), el tipo de suelo donde se ubicaron los sitios de estudio corresponde a Regosol eútrico.

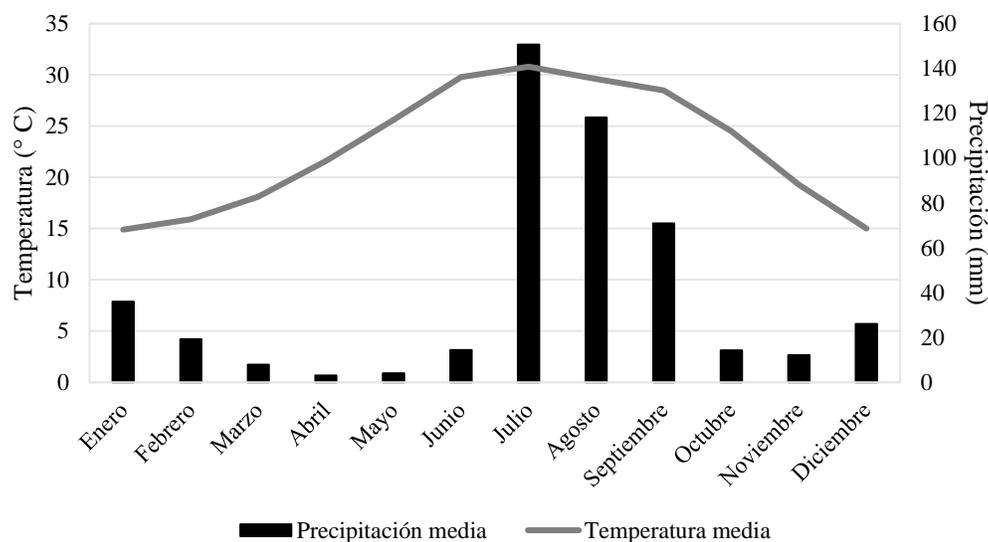


Figura 7. Diagrama ombrotérmico de San José de Pimas, Sonora (medias normales). Los años con datos y con los que se calcularon las medias corresponden de 1987 a 2010.

Los muestreos en campo se llevaron a cabo en el Rancho el Diamante, ubicado sobre la carretera entre San José de Pimas y Tecoripa, al este del estado de Sonora, México (Imagen 2 e Imagen 3). Algunos aspectos de la comunidad vegetal del matorral espinoso y praderas adyacentes de zacate buffel fueron estudiados por Tinoco-Ojanguren et al. (2013). Basados en información de un trabajador con más de 10 años de experiencia laboral ganadera en el rancho, se seleccionaron 5 praderas con diferente edad de inducción: 1, 3, 8, 12 y 18 años. En esta cronosecuencia de parcelas se realizó el muestreo en campo durante los meses de junio, julio, agosto y septiembre del 2019, cuando ocurre la estación más lluviosa de la región. (Figura 7). La renovación de praderas es una práctica común generalmente después de cumplidos 20 años, porque la compactación del suelo no permite que la pradera sea igual de productiva para el zacate buffel; sin embargo, las praderas seleccionadas no tuvieron

resiembra del zacate buffel después de su establecimiento. Los propietarios actuales de las praderas han producido ganado bovino por aproximadamente 20 años y anteriormente tuvieron el mismo uso. Todas las praderas han tenido carga similar de ganado, aproximadamente 150 vacas que se van rotando según las condiciones del zacate buffel en cada pradera, como suficiente producción de material comestible (Luis Campillo, comunicación personal, 2019).

6.1.1. Establecimiento de parcelas para la toma de muestras

El muestreo de vegetación se hizo tomando como base la metodología propuesta por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), en conjunto con la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR, 2011). Este manual incluye los procedimientos para la caracterización de vegetación del tipo bosques, comunidades áridas, comunidades semiáridas y palmares. Se eligió esta metodología con el fin de seguir un estándar en el muestreo de vegetación de México. El muestreo está diseñado para obtener cuatro réplicas por sitio, lo que es de utilidad para determinar variación y análisis estadísticos. En cada réplica se determinó la riqueza de especies, densidad de especies (número de plantas por unidad de área), cobertura de especies, atributos funcionales (ver más adelante); se estimó la concentración de carbono en la biomasa de la porción aérea de las plantas (vegetación viva en pie), en el mantillo y la cantidad de carbono orgánico en suelo.

Los sitios de muestreo fueron cinco praderas de zacate buffel de diferente edad (tiempo bajo manejo para la alimentación del ganado bovino) y un sitio de matorral espinoso sin transformar (Imagen 2), en adelante referidos como: *M* (matorral espinoso sin transformar a pradera de zacate buffel), *1a* (pradera de un año), *3a* (pradera de tres años), *8a* (pradera de ocho años), *12a* (pradera de doce años) y *18a* (pradera de dieciocho años).



Imagen 2. Ubicación espacial del Rancho El Diamante donde se ubicaron los sitios de estudio (cuadro rojo). Las líneas tenues indican la división política.

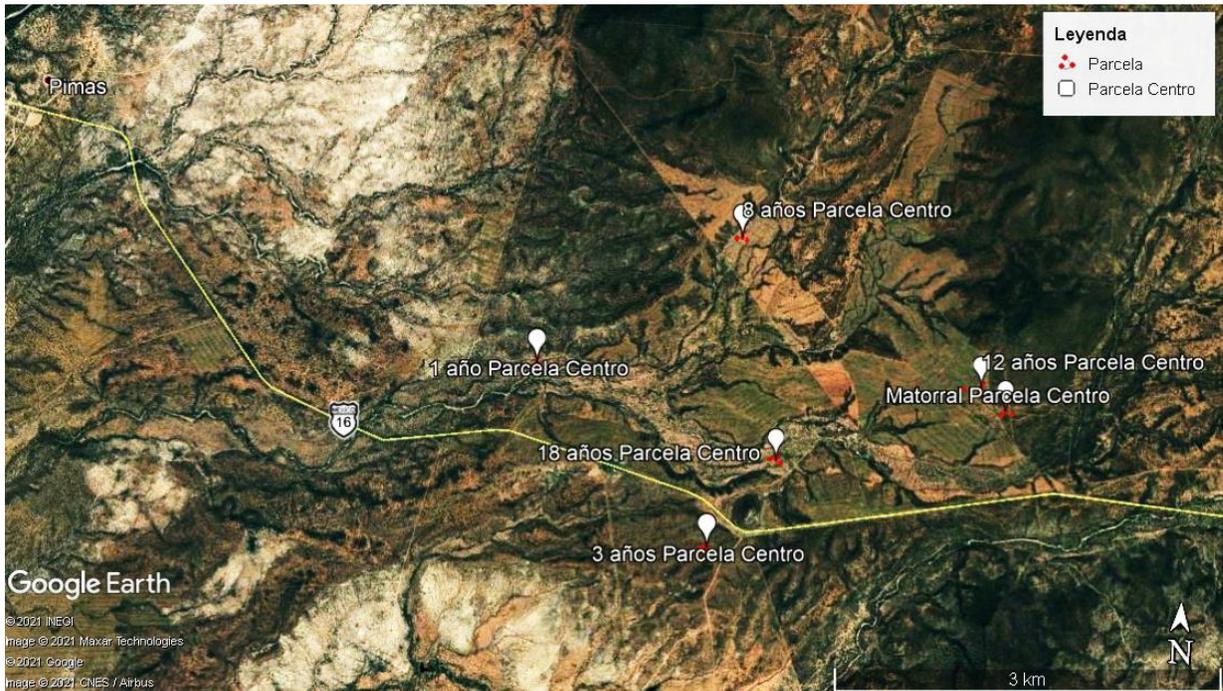


Imagen 3. Distribución espacial de los seis sitios de estudio. Se presentan praderas de diferente edad y matorral espinoso dentro del Rancho El Diamante. Los pines blancos indican la ubicación de la parcela central y los puntos rojos representan las parcelas de 400 m² en los sitios correspondientes. La línea amarilla es la carretera Yécora – La Colorada. También se muestra la ubicación del Pueblo San José de Pimas (“Pimas” en el mapa) como referencia.

En cada sitio de muestreo se establecieron cuatro áreas circulares (parcelas) de 400 m² cada una (CONAFOR, 2011). Las parcelas se distribuyeron en forma de “Y” invertida, con una parcela central y tres periféricas equidistantes, separadas por una distancia aproximada de 45 metros (m). Las parcelas periféricas se ubicaron con dirección norte (N), sureste (SE) y suroeste (SO), cada una con un ángulo de separación aproximado de 120°, tomando la central como punto de origen (Figura 8A). El área total de la parcela [400 m²] se destinó al muestreo de especies de crecimiento arbóreo (plantas leñosas con un solo tronco naciendo del suelo), arbustivas grandes y leñosas y cactáceas (columnares y candelabrifformes); tales formas de vida debieron tener un diámetro a la altura de pecho (DAP: diámetro a 1.3 m desde la superficie del suelo) mayor a 7.5 cm para ser consideradas dentro del área. Dentro de cada parcela, en un área circular central de 12.6 m², se consideraron sólo los renuevos de árboles y cactáceas: individuos de plantas con altura igual o mayor a 26 cm y diámetro (normal o DAP) menor a 7.5 cm. Aquí también fueron contados todos los subarbustos (arbustos con tejido leñoso en la base y carentes de tejido leñoso en los ápices de los tallos, más pequeñas que un arbusto en la madurez). Dentro de las parcelas se estableció un área cuadrangular central de 1 m², donde fueron muestreadas las especies herbáceas, incluyendo pastos (Figura 8B).

Se calculó la abundancia a partir de la cobertura de las especies (Kershaw, 1973). Se determinó la cobertura relativa de todas las especies por sitio (riqueza) para así considerar como dominantes aquellas que en conjunto representaron aproximadamente el 80 % de la cobertura relativa total, en orden de la más a la menos abundante.

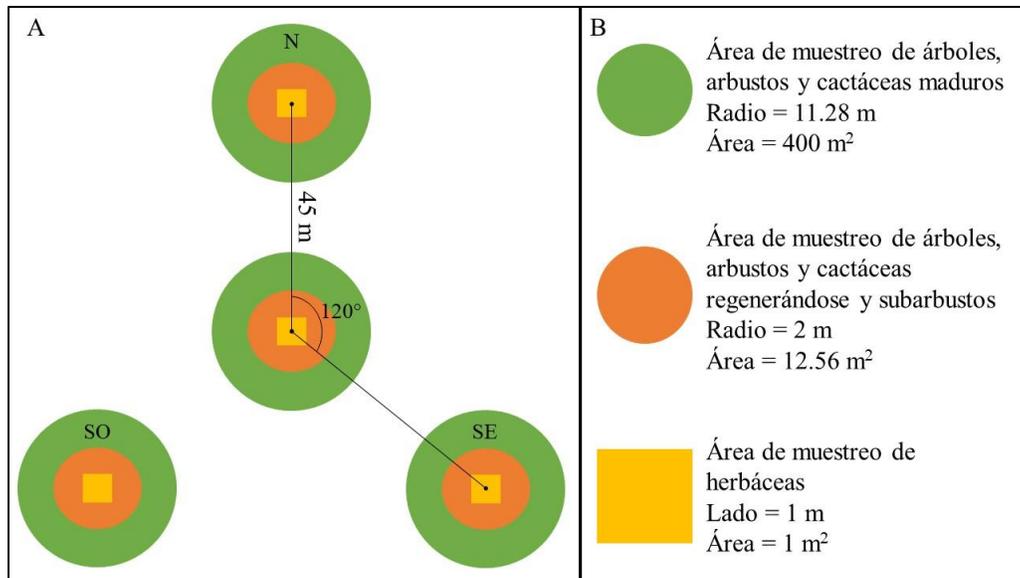


Figura 8. Esquema del acomodo de las parcelas con áreas internas de muestreo. **A:** Acomodo de las parcelas, con una central y tres periféricas equidistantes a 45 m, con dirección norte (N), sureste (SE) y suroeste (SO) respecto a la central. Las cuatro parcelas fueron circulares con radio de 11.28 m y área de 400 m². **B:** En el centro de cada parcela se delimitó una parcela circular de 2 m de radio y 12.56 m² de área y una parcela cuadrada de 1 m de lado y 1 m² de área. En la parcela de 400 m² se registraron los árboles, arbustos y cactáceas adultos, en la parcela de 12.56 m² los árboles, arbustos y cactáceas regenerándose y los subarbustos y en las parcelas de 1 m² las herbáceas.

6.2. Determinación de diversidad de especies

Se determinó el índice de diversidad de Simpson (D), con valor máximo de 1 cuando todos los individuos pertenecen a la misma especie y disminuye a cero a medida que los individuos pertenecen a especies diferentes (Ecuación 0).

Ecuación 1
$$D = \frac{1}{\sum (\frac{n_i}{N})^2} ; \text{ (descrito en Smith y Smith, 2007)}$$

n_i : número de individuos de la i ésima especie.

N : número total de individuos de todas las especies

Con tal de tener una mejor visión sobre la diversidad de especies y su equitatividad, se determinó también el índice de Shannon (H') (Ecuación 2), del cual se calculó un índice de equitatividad (E) (Ecuación 3):

Ecuación 2 $H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$; (descrito en Kent, 2012)
 s : número de especies
 p_i : proporción de la cobertura de la i ésima especie en el total de la muestra
 \ln : logaritmo natural

Ecuación 3 $E = \frac{H'}{H'_{max}}$; (descrito en Kent, 2012)
 H' : valor del índice de Shannon de la muestra
 H'_{max} : logaritmo natural del número de especies (s) de la muestra

El índice de Shannon, el de equitatividad y el de Simpson guardan relación entre sí. En Resultados se expone la evidencia que da soporte a que el uso de cualquiera de los tres ofrece el mismo tipo de información respecto a la riqueza y abundancia. H' usualmente toma valores entre 1.5 y 3.5, mientras que E tiene un rango entre 0 y 1. E se interpreta de manera inversa que D . Se puede considerar que la dominancia de una sola especie es lo opuesto a la equitatividad de abundancia entre varias especies (Kent 2012). Si de una muestra se obtuviera un valor alto del índice de Simpson (D cercano a 1) se esperaría que la equitatividad (E) fuese muy baja y viceversa; la relación negativa entre ambos índices fue un resultado reportado en el presente trabajo.

Se determinó la similitud de composición de especies entre sitios de estudio por medio del coeficiente de Jaccard. Se hizo el conteo de las especies compartidas y únicas entre todos los pares posibles de sitios. El coeficiente de Jaccard toma el valor máximo de 1 cuando todas las especies entre dos sitios son las mismas y de cero cuando no hay similitud. El cálculo y la matriz de resultados se determinó con el paquete proxy (Meyer y Buchta, 2020) en el ambiente estadístico de R (R Core Team, 2019). El coeficiente se calcula con la Ecuación 4.

Ecuación 4 $Jaccard = \frac{a}{a+b+c}$; (descrito en Zuur et al, 2007)
 a : número de especies compartidas entre dos sitios
 b : número de especies registradas solamente en el sitio 1
 c : número de especies registradas solamente en el sitio 2

6.3. Muestreo de atributos funcionales

Para cada especie dominante se midieron los siguientes atributos funcionales: altura (*A*), área foliar específica (*AFE*), contenido de materia seca foliar (*CMSF*), la concentración de nitrógeno (*CNF*) y fósforo foliar (*CPF*) y la densidad específica de tallos (*DET*). Tales atributos influyen en el crecimiento, captación de nutrientes, resistencia al estrés, y tasa fotosintética de las plantas (Conti y Díaz, 2013; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Díaz et al 2016; Wright et al 2004). Se siguieron los criterios descritos por Pérez-Harguindeguy et al. (2013) para su muestreo y medición; a continuación se describen algunos detalles importantes. Todas las mediciones en laboratorio se hicieron en el Laboratorio de Ecología Molecular y Funcional de la Estación Regional del Noroeste, UNAM, con excepción de *CNF* y *CPF*.

La altura (*A*) se midió en todas las especies y plantas registradas en campo con una regla telescópica y flexómetros. Se midió la altura de todas las especies y plantas arbóreas, arbustivas y cactáceas en cada parcela porque fue una variable necesaria para el cálculo de biomasa de esas formas de vida. Para el caso de herbáceas se midieron mínimo 10 plantas por especie para obtener una muestra de sus alturas. La unidad de medición fue el metro (m).

Los siguientes atributos se midieron solamente en especies dominantes y se procuró tomar muestras en todas las parcelas con tal de tener una buena representación por sitio. Cabe aclarar que algunas especies no se registraron en algunas parcelas en el sitio correspondiente. De cada sitio y especie se obtuvo una muestra $n=4$ por atributo funcional obtenida del mayor número de parcelas posible. Esto se hizo seleccionando cuatro plantas repartidas entre las parcelas donde se encontró la especie. De cada planta seleccionada se obtuvieron las hojas para medir los cuatro atributos foliares. Las muestras para densidad específica de tallos se obtuvieron de diferentes plantas, procurando también cubrir la mayoría de las parcelas por sitio.

Para el **área foliar específica (*AFE*)** se obtuvieron tres hojas por planta, incluyendo el peciolo. En el laboratorio se tomó el área de hojas frescas con un medidor LI-3050C (LICOR, Inc.), repitiendo la medición tres veces por hoja, para tener seguridad de haber tomado una medición correcta. Posteriormente las mismas hojas se secaron en un horno a 70° C por 48 horas y se determinó el peso seco con una báscula electrónica. Finalmente se hizo el

cálculo de área de hoja fresca en centímetros cuadrados (cm^2) dividida entre su masa seca en gramos (g).

El **contenido de masa seca foliar (CMSF)** se determinó dividiendo la masa seca de una hoja en miligramos (mg) entre su masa fresca en gramos. Se siguieron los mismos materiales y métodos usados para el *AFE*.

La determinación de **concentración de nitrógeno y fósforo foliar (CNF y CPF**, respectivamente) se llevó a cabo en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, del Instituto de Ecología, UNAM. Se requirieron al menos 5 g de hojas secas y molidas para la determinación del contenido de ambos elementos. De las plantas seleccionadas se cosecharon hojas con peciolo, posteriormente fueron secadas como se ha mencionado antes y molidas en un molino casero eléctrico. Las muestras fueron guardadas en bolsas de plástico resellables y enviadas al laboratorio mencionado en este párrafo. Una vez obtenidos los resultados se hizo la conversión de partes por millón (ppm) a mg g^{-1} (miligramo de elemento por gramo de hoja).

La **densidad específica de tallos (DET)** se determinó dividiendo la masa seca (g) de una muestra sobre su volumen fresco en centímetros cúbicos (cm^3). Para árboles y arbustos grandes con $\text{DAP} > 7.5$ cm se obtuvo una sección transversal (cuña) cortada del tronco o brazo con un serrucho. Se procuró obtener al menos $\sim 1/8$ del área transversal total del tronco o brazo (en algunos casos fue de $1/2$ del área). De algunos arbustos fue mejor obtener una sección de tallo completo (con forma cilíndrica) que la cuña, porque algunas especies tuvieron un crecimiento de tallos naciendo del suelo y estos fueron más fáciles de cortar con tijeras podadoras. Para subarbustos se obtuvo una sección de ~ 10 cm de largo del tallo principal naciendo del suelo o, en ausencia de este, un tallo cercano a la base, procurando evitar hojas y tallos secundarios unidos. Todas las muestras se obtuvieron a una altura de planta constante por especie (entre 10 y 40 cm desde la base de la planta). Para el caso de las herbáceas diferentes a pastos se obtuvieron cuidadosamente secciones de tallos con hojas y de estos se seleccionó una sección entre dos hojas contiguas. Para el caso de pastos se tomó una sección entre dos lígulas contiguas, procurando descartar la vaina. La determinación del volumen de la sección de tallo se hizo midiendo el volumen de agua desplazada por la muestra sumergida.

La *DET* se tomó en especies leñosas y herbáceas. Pérez-Harguindeguy et al., 2013 indican que *DET* puede ser tomada para ambas formas de vida. *DET* es sinónimo de densidad de tallo y se distingue de la densidad de la madera en que *DET* puede ser medida en especies herbáceas y en que también incluye la corteza del tallo o tronco (floema secundario). Consideré conveniente usar *DET* y no densidad de madera porque así se pudieron incluir las formas de vida leñosa y herbáceas en los mismos cálculos de diversidad funcional.

6.4. Determinación de índices de diversidad funcional

Con los datos recabados se determinaron dos índices de diversidad funcional. La **media ponderada de la comunidad (MPC)** representa una tendencia dominante del valor de un atributo en la comunidad (Ecuación 5). **El índice de divergencia funcional (FDvar)** mide el nivel de diferenciación de los valores de un atributo en la comunidad y toma valores entre 0 y 1, 1 indicando mayor divergencia funcional (Ecuación 6); a medida que *FDvar* disminuye las especies tienen valores más similares entre sí para un atributo.

Ecuación 5
$$MPC = \sum_{i=1}^S p_i x_i$$

S: número total de especies

p_i : abundancia relativa de la i ésima especie

x_i : valor del atributo de la i ésima especie

Ecuación 6
$$FDvar = 2/\pi \arctan(5V); V = \sum p_i (\ln x_i - \ln x)^2; p_i = a_i / \sum a_i$$

a_i : abundancia relativa de la i ésima especie

x_i : valor del atributo de la i ésima especie

ln: logaritmo natural

6.5. Muestreo de la concentración de carbono en vegetación arbórea y arbustiva

Se estimó la cantidad de **biomasa vegetal aérea (BVA)** de árboles y arbustos por alometría. Se seleccionó una sola ecuación para estimar la *BVA* de la comunidad para el presente trabajo dada la facilidad de aplicación y cálculo. Además, se descartó el uso de ecuaciones

específicas para cada especie, dado que no se encontraron para todas las especies registradas en el presente trabajo. Búrquez et al. (2010) desarrollaron ecuaciones para estimar la **biomasa vegetal aérea total (BVAT)** en tres comunidades vegetales en una zona del Desierto Sonorense, entre las cuales se incluyó el tipo de vegetación de matorral espinoso de piedemonte. En su estudio obtuvieron, a partir de la cosecha, la cantidad de biomasa de árboles, arbustos, cactáceas y enredaderas y la sometieron a modelos predictivos. Se seleccionó una ecuación para el presente trabajo (Ecuación 7). Búrquez et al. (2010) reportaron que su ecuación no lineal (Ecuación 7) presentó un coeficiente de determinación (r^2) de 0.743, por lo que consideraron que el volumen de copa fue una variable confiable para la estimación de la *BVAT*.

El contenido de carbono se ha considerado en varios trabajos como el 50% del peso seco de la *BVA* (Búrquez et al., 2010; Conti y Díaz, 2013; Tahmasebi et al., 2017). Por otro lado, una revisión reciente que presentó los porcentajes de carbono de la *BVA* de especies de zonas áridas mexicanas indicó que la proporción de carbono de la *BVA* es del 44.6 % (Briones et al., 2018). Para el presente trabajo se decidió estimar el contenido de carbono como el 44.6 % de *BVA*. En adelante, la concentración de carbono en la biomasa vegetal aérea viva en pie se referirá como *CBVA*. En los resultados se hace la distinción de *CBVA* correspondiente a la riqueza (*CBVA* calculado para todas las especies de cada sitio) y *CBVA* dominante (calculado sólo para las especies dominantes).

Ecuación 7 $BVAT = 340.308(VC)^{1.115}$
 VC : Volumen de copa ($m^3 m^{-2}$) de la comunidad

6.6. Estimación de la concentración de carbono en herbáceas y mantillo

En cada parcela se cosecharon todas las herbáceas dominantes en el área de 1 m^2 correspondiente. El material cosechado se transportó al laboratorio en bolsas de papel. Por especie se obtuvieron submuestras de 5 g de su biomasa y se secaron en un horno a 80° C por tres días. Con ayuda de pinzas y tijeras se colocaron las submuestras en crisoles previamente secados a 105° C. Las submuestras se incineraron en una mufla a 600° C por

seis horas para después obtener la masa de cenizas y después obtener la proporción de cenizas de la biomasa. Se siguieron las recomendaciones hechas por Liu (2019) sobre temperatura y tiempo de incineración. Finalmente se calculó la biomasa seca libre de cenizas de las cosechas completas por especie y el carbono en herbáceas se consideró como el 44.6 % de esa biomasa. Después se hizo la conversión a Mg ha^{-1} por parcela y se le sumó al *CBVA* del resto de la vegetación correspondiente a la misma parcela. Así se obtuvo un valor de *CBVA* por parcela, para después determinar un promedio ($n=4$) del sitio.

El mantillo acumulado sobre el suelo se recolectó dos veces: una hacia el fin de enero de 2020 y otra al final de junio de 2020. Originalmente se planeó hacer una sola colecta en el mes de noviembre del 2019, ya que las lluvias pasaran y empezara la temporada seca. Después de varias visitas a los sitios de estudio entre octubre y noviembre de 2019 se detectó que muchas especies aún conservaban un alto porcentaje de sus hojas, probablemente porque las lluvias de verano duraron más que lo usual. Así, el primer muestreo se hizo en enero del 2020 y para entonces la mayoría de las plantas habían tirado un alto porcentaje de sus hojas. Para tener mayor seguridad de haber obtenido una muestra representativa del mantillo producido por la última temporada de mayor productividad se decidió realizar otro muestreo en junio, antes del inicio de la temporada lluviosa de 2020.

El muestreo se hizo en las áreas centrales de 1 m^2 de cada parcela o adyacente a esta. Se eligieron áreas sin plantas creciendo y sin heces fecales de vacas con tal de tener una muestra de la mayor parte del área de 1 m^2 . Se hizo la colecta manual con ayuda de equipo de jardinería, como tridentes y palas pequeñas, procurando obtener la mayor cantidad de materia vegetal posible. Las muestras se guardaron en bolsas de papel y se transportaron al laboratorio. Las muestras se limpiaron en bandejas de aluminio amplias, con tal de eliminar material no deseado (tierra, heces fecales y rocas). Se siguieron los mismos métodos de secado e incineración de submuestras usado para las herbáceas. Se calculó la concentración de carbono en mantillo (*CM*) como el 44.6 % de la masa seca libre de cenizas de la muestra obtenida en cada metro cuadrado. Finalmente, la media ($n=4$) de *CM* se calculó en Mg ha^{-1} por sitio.

6.7. Estimación de carbono orgánico en suelo

Dentro de cada parcela se obtuvieron dos muestras de suelo: una para la determinación de la cantidad de carbono orgánico y otra para determinar la densidad aparente y porcentaje de elementos gruesos. La muestra destinada al carbono consistió de suelo obtenido entre 0 y 30 cm de profundidad y posteriormente fue tamizado a través de una malla con luz de 2 mm. Fue una muestra homogenizada correspondiente a ese rango de profundidad. La selección de la muestra de suelo entre 0 y 0.3 m de profundidad se debe a que representa las mayores variaciones del carbono edáfico en el tiempo (Olsson et al., 2019). Además, se ha considerado que las raíces del zacate buffel abundan en ese rango (Morales-Romero et al 2015), lo que puede facilitar la detección del efecto de la biomasa subterránea proveída por el zacate buffel en las reservas de carbono en suelo.

Las muestras se conservaron en bolsas de plástico resellables, se transportaron dentro de hieleras junto a compresas frías y se guardaron en el refrigerador del laboratorio a 4° C aproximadamente. Posteriormente las muestras se secaron a 100° C por 72 horas y se tamizaron a través de una malla con luz de 0.149 mm para obtener al menos 10 g. Las muestras tamizadas se guardaron en bolsas resellables y fueron enviadas al Laboratorio de Edafología Ambiental y Experimental del Instituto de Geología, UNAM, donde, destruyendo previamente los carbonatos con HCl 5N, determinaron el carbono y nitrógeno total con un analizador elemental CNHS/O (Perkin Elmer 2400 serie II).

Para determinar la densidad aparente del suelo se extrajeron las muestras con un núcleo de 3.5 cm de diámetro interno. La altura de la muestra varió dependiendo de la facilidad de introducción y extracción del cilindro, pues lo seco del suelo y la cantidad de rocas dificultó la extracción del volumen total del núcleo. Se registró la longitud a la que el núcleo entró en el suelo y esta se usó como la altura para el posterior cálculo de densidad. La muestra extraída con el núcleo se guardó y se secó como se mencionó en el párrafo anterior. Posteriormente se hicieron los cálculos de densidad (Osman, 2013). La cantidad de **carbono orgánico en suelo por unidad de área** (CS en $Mg\ ha^{-1}$) se calculó como se indica a continuación (revisada en Paz-Pellat y Velázquez-Rodríguez, 2019):

Ecuación 8
$$CS = (d)(p)(COS) \left(1 - \frac{FG}{100}\right)$$

d : densidad aparente de la muestra (en Mg m^{-3})

p : profundidad a la que se extrajo la muestra de suelo para carbono (30 cm)

COS : porcentaje de carbono orgánico de la muestra

FG : fracción gruesa del suelo (porcentaje de elementos de >2 mm de diámetro en la muestra)

Finalmente se calculó el **carbono total por sitio (CTS)** como la suma aritmética de **CBVA**, **CS** y **CM** correspondiente. Cada variable del **CTS** se consideró como un compartimento o reservorio de carbono y se hace referencia a ellos con tales términos a lo largo del texto. Todos los valores de carbono en esos reservorios se presentan en la unidad Mg ha^{-1} .

En los análisis posteriores también se consideró el porcentaje de carbono orgánico (**COS**) como una variable dependiente. Cabe aclarar que **CS** es la cantidad de carbono orgánico por unidad de área y representó el cálculo de **COS** ponderado con otras características del suelo: la densidad y la fracción gruesa. **COS** por si solo representó la concentración de carbono orgánico sólo en la fracción fina del suelo y se manejó como un porcentaje.

6.8. Análisis estadísticos

Se hicieron diferentes exploraciones de los datos de atributos funcionales para detectar si seguían una distribución normal. Se observaron los histogramas de valores crudos. Primero se tomaron en cuenta los datos obtenidos de todas las especies y de todos los sitios en un mismo histograma. Después, los valores se transformaron aplicando raíz cuadrada, logaritmo natural (\ln) y elevación al cuadrado. Se hicieron histogramas para todas las transformaciones. Después se observaron los histogramas por sitio, con valores crudos y transformados. Los resultados fueron mixtos. Generalmente los valores no transformados no seguían una forma acampanada característica de la distribución normal. Una aproximación a tal forma se observó con el logaritmo natural de algunos atributos, aunque también se notó con la raíz

cuadrada para otros casos. Generalmente elevar al cuadrado resultaba en un histograma con una cola sesgada hacia derecha del eje horizontal. Después, por sitio, los valores crudos sin transformar se tipificaron a valores de z , se acomodaron en orden ascendente para luego crear una gráfica de puntos con tal de compararla contra la distribución gráfica de los valores z pertenecientes a una distribución normal. Comúnmente el acomodo de los puntos no concordó con el de una distribución normal. Finalmente se refutaron las observaciones previas aplicando el análisis de Shapiro – Wilk para detectar normalidad tanto de valores crudos como de transformados. De nuevo, los resultados fueron mixtos. No hubo una sola transformación que proporcionara normalidad a todos los atributos.

Se revisaron de la misma forma los valores del volumen de copa. Esta variable fue la utilizada en la ecuación alométrica para la estimación de la mayor proporción de la biomasa en los sitios de estudio (la menor proporción correspondió a las herbáceas, cuya concentración de carbono se midió con otros métodos). No se encontraron evidencias contundentes de una distribución normal. Los promedios de *CBVA* se calcularon con una muestra $n=4$ por sitio, lo que se considera una muestra muy pequeña como para hacer pruebas confiables de normalidad.

Se decidió aplicar análisis no paramétricos para las comparaciones entre sitios de atributos funcionales y reservas de carbono usando los valores no transformados. Se aplicó el análisis de Kruskal-Wallis para la comparación entre todos los sitios por atributo funcional (*A*, *DET*, *CMSF*, *AFE*, *CNF* y *CPF*) y por compartimento de carbono (*CBVA*, *CM*, *CS* y *COS*). Posteriormente se aplicó el análisis de Wilcoxon para comparar por pares de sitios solo en caso de haber encontrado significancia en el análisis de Kruskal-Wallis. Se consideró un nivel de significancia del 95 %. Todos los análisis estadísticos de normalidad y de diferencias significativas se hicieron con las funciones estadísticas incluidas por defecto en R (R Core Team, 2019). Los resultados de estos análisis se presentan en el Apéndice E.

Para determinar la relación entre la diversidad de especies y funcional y las reservas de carbono se aplicó el análisis de regresión lineal simple. Se tomaron como variables independientes las medias de los atributos funcionales, índices de diversidad funcional por atributo e índices de diversidad de especies. Las variables dependientes fueron los reservorios de carbono (*CBVA*, *CM*, *CS*, *COS* y *CTS*). Se consideró el *CBVA* obtenido de las especies

dominantes, ya que los valores de atributos funcionales se midieron sólo en esas especies. Con estos análisis se pudo visualizar cómo variaron los sitios según sus variables de carbono y diversidad. Se presentan los resultados con mejor ajuste a la recta y significancia estadística, lo que ayudó a determinar aquellos atributos más importantes para explicar la variación de las reservas de carbono. En los resultados se muestran algunas variables transformadas a \ln , pues fue la transformación que más acercó a una distribución aproximadamente normal. Para las variables que presentaron algún valor decimal, se le sumó a todos los valores de la variable una unidad para después obtener valores positivos de \ln . Las variables no transformadas en las regresiones siguieron una distribución aproximadamente normal según los métodos expuestos previamente. Dos casos en los que el valor p se acercó a la significancia se analizaron con el modelo lineal generalizado para determinar si ocurría la significancia estadística.

Para visualizar las relaciones entre todas las variables de diversidad funcional y de carbono y observar las diferencias entre sitios en función de tales variables se hizo el análisis de componentes principales (ACP). Se hicieron dos análisis, uno con las medias aritméticas de *CBVA*, *CM*, *CS*, *COS* y la *MPC* de todos los atributos funcionales y en otro ACP se utilizaron las medias de carbono mencionadas y la *FDvar* de cada atributo funcional. Los ACP se hicieron en R, con el paquete FactoMineR (Le et al., 2008) y la función para crear un ACP con los criterios por defecto. Las gráficas biplot se crearon con el paquete factoextra (Kassambara y Mundt, 2020).

7. RESULTADOS

7.1. Equitatividad de especies

Generalmente las praderas de zacate buffel tuvieron menor equitatividad de especies que el sitio de matorral. Al incrementar el tiempo de manejo hasta 8 años ocurrió una disminución gradual de los índices de diversidad, indicando la tendencia a la dominancia de pocas especies. Las praderas de mayor edad tuvieron valores mayores, asemejándose más al matorral, es decir, las abundancias se distribuyeron más equitativamente entre las especies encontradas (Figura 9). En el Apéndice A se muestra la composición de especies por sitio de estudio.

H' y E siguieron el mismo patrón de cambio ($r = 0.991$), pero ambos tuvieron correlación negativa con D ($r = -0.97$). Esta relación tan estrecha entre diferentes índices de diversidad apoya el uso de cualquiera de los tres para llegar a las mismas conclusiones sobre la distribución de las abundancias por especie en los sitios.

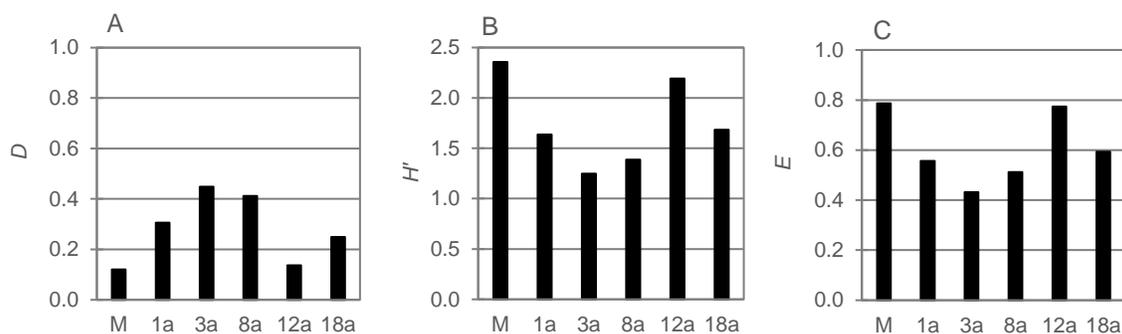


Figura 9. Valores de índices de diversidad de especies por sitio. A: índice de Simpson (D), B: índice de Shannon (H'), C: índice de equitatividad (E).

7.2. Comparación de riqueza y abundancia entre sitios

En todas las praderas la riqueza y número de especies dominantes fueron menores al matorral (Figura 10). Se detectó una reducción aproximadamente gradual de la riqueza en la secuencia M a $8a$. Por su parte, el número de especies dominantes se redujo de manera similar en la secuencia M a $3a$; como mencionado previamente, la equitatividad también se redujo en la misma secuencia. En las praderas de mayor edad ($12a$ y $18a$) la riqueza y número de especies

dominantes fueron menores que en el matorral e incluso que en *1a*. Junto a esos cambios, la equitatividad en las praderas de mayor edad incrementó respecto a las praderas de menor edad.

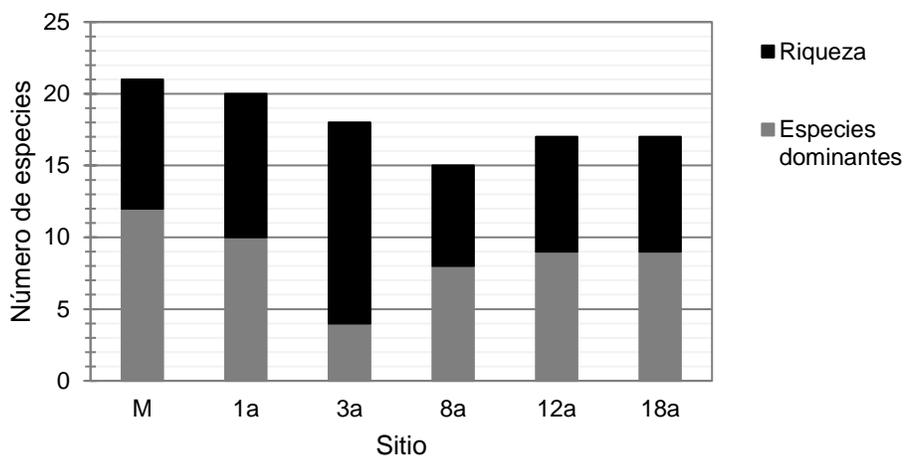


Figura 10. Riqueza de especies por sitio. Las barras negras indican el número total de especies (riqueza) y las grises el número de especies dominantes en el sitio correspondiente.

7.3. Similitud de composición de especies entre matorral espinoso y praderas de zacate buffel

La mayor parte de la composición de especies en las praderas fue diferente al matorral (Tabla 1). Pocas especies fueron comunes en todos los sitios (Apéndice B), lo que pudo haber revelado la poca similitud de composición. *Abutilon incanum* (Link) y *Mimosa laxiflora* Benth. fueron las únicas especies presentes en los seis sitios de estudio. *A. incanum* fue la única que coincidió como dominante en todos los sitios. *M. laxiflora* y *A. cochliacantha* fueron las siguientes más comunes dominantes, encontradas en *M*, *8a*, *12a* y *18a*; *C. ciliraris* también dominó, pero sólo en praderas (*1a*, *3a*, *12a* y *18a*). Otro resultado fue que la similitud matorral-pradera no incrementó conforme aumentaba el tiempo de manejo de las praderas.

Los resultados al presentados hasta el momento indican en general que la transformación de matorral a pradera resultó en la reducción de equitatividad y riqueza. Tales patrones fueron más evidentes en las praderas *3a* y *8a*. Además, la mayoría de las especies en las praderas no fueron las mismas encontradas en el matorral y fue algo generalizado en la comparación de matorral con todas las praderas. A pesar de que la similitud matorral-

pradera no incrementó conforme aumentaba el tiempo de manejo de las praderas, la equitatividad aumentó en las praderas de mayor edad, lo que indica el incremento de abundancia de la mayoría de las especies en esas praderas.

Tabla 1. Coeficiente de similitud de Jaccard para las comparaciones pareadas de composición de especies entre los sitios de estudio. Arriba se considera la riqueza (todas las especies registradas) y abajo sólo las especies dominantes. El coeficiente igual a uno indica completa similitud.

Riqueza	M	1a	3a	8a	12a	18a
M	1					
1a	0.3103	1				
3a	0.3214	0.423	1			
8a	0.2592	0.4166	0.32	1		
12a	0.3846	0.3846	0.4	0.3333	1	
18a	0.2857	0.3846	0.4	0.6	0.36	1
Dominante	M	1a	3a	8a	12a	18a
M	1					
1a	0.1578	1				
3a	0.1428	0.1666	1			
8a	0.1764	0.0588	0.0909	1		
12a	0.2352	0.1176	0.3	0.3076	1	
18a	0.1666	0.1176	0.1818	0.5454	0.3846	1

7.4. Comparación de coberturas entre matorral espinoso y praderas de zacate buffel

La comparación de coberturas se presenta con tal de tener claridad a cerca de la diversidad de especies dominantes por sitio. Estos resultados también fueron importantes para discutir cuál especie podría estar influyendo más en los resultados de la media ponderada de la comunidad por atributo, ya que ese índice está influido por la cobertura relativa de las especies. Además, se pudo obtener información acerca de las especies remanentes posterior al desmonte parcial.

Entre *M* y *1a* se compartieron tres especies, dos de ellas corresponden a especies con coberturas relativamente bajas, en comparación con el resto, además, las mismas tuvieron menor cobertura en *1a* que en *M* (Figura 11A). Otra compartida, el pasto *Bouteloua diversispicula* Columbus, casi triplicó su cobertura en la pradera. *Cenchrus ciliaris* se presentó en la pradera y tuvo una cobertura que sobresalió de entre todas las especies, a la que le siguió el árbol perenne leguminoso, *Olneya tesota* A. Gray, con una cobertura equiparable a algunas especies de *M*.

La pradera *3a* resultó con el menor número de especies dominantes entre los sitios, con cuatro especies y compartió dos con *M* (Figura 11B). La arbustiva *Calliandra sp.* tuvo una cobertura mayor que la de cualquier especie en *M*, mientras que *C. ciliaris* supera en cobertura a todas las especies en ambos sitios.

Entre *M* y *8a* se compartieron 3 especies dominantes, entre ellas un par de arbustos cuya cobertura disminuyó en la pradera (Figura 11C). Ese fue el caso de *A. cochliacantha* y *M. laxiflora* y ambas fueron las de mayor altura en *8a* (Apéndice C). *Caesalpinia palmeri* S. Watson también fue uno de los arbustos con mayor cobertura en la pradera. El pasto *B. arisitidioides* tuvo una cobertura que superó a la de todas las especies dominantes en ambos sitios.

Cabe mencionar que en *8a*, aunque se observó la presencia del zacate buffel, no se reportaron sus valores en los resultados. La especie no se encontró dentro de los cuadros correspondientes a herbáceas en el conglomerado de parcelas del sitio. En esta pradera fueron evidentes varias filas paralelas de plantas del pasto, resultado de su siembra con maquinaria.

La pradera de 12 años resultó más semejante al matorral en términos de composición de especies. Resaltó además que en *12a* la cobertura de *C. ciliaris* disminuyó más del 50 % comparado con el resto de las praderas (Figura 11D). Entre las leñosas compartidas y de mayor cobertura se observó a *A. cochliacantha* y *M. laxiflora*; *A. coulteri* también se compartió, pero tuvo menor cobertura en la pradera. *F. macdougalii* presentó una de las coberturas más altas en *M* y no se presentó en *12a*. Contrario, *P. praecox*, una de las especies arbóreas de mayor altura y cobertura en *12a* no se registró en *M*.

Entre *M* y *18a* se compartieron tres especies: *A. cochliacantha*, *M. laxiflora* y *Abutilon incanum*, con coberturas reducidas en la pradera (Figura 11E). En *18a* resaltó la cobertura de tres pastos que no se presentaron en *M*; *C. ciliaris* tuvo una de las coberturas más altas, equiparable a las encontradas en *1a* y *3a*. Además, en la pradera resaltó la cobertura de *P. velutina*, que también se registró en *M*, pero no como dominante.

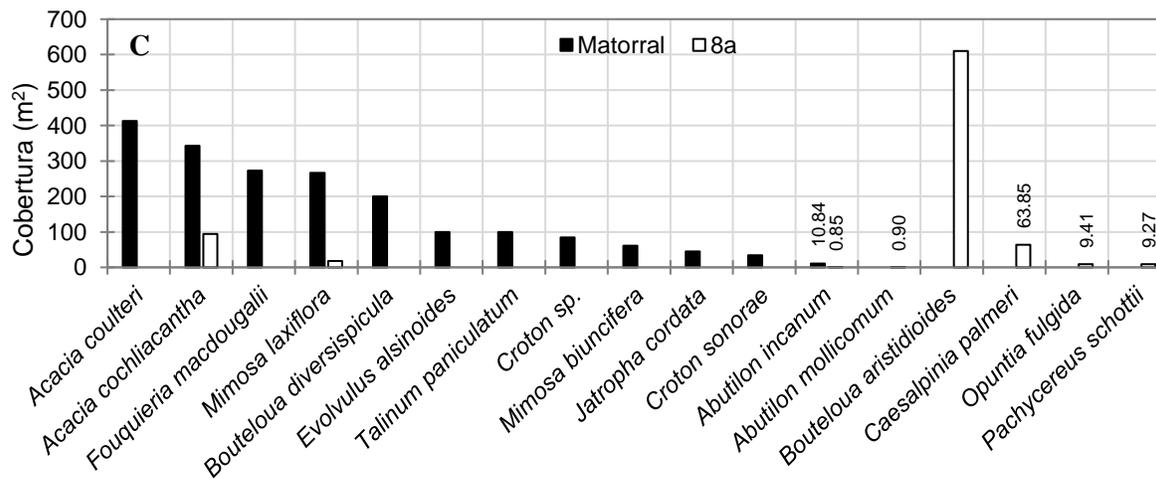
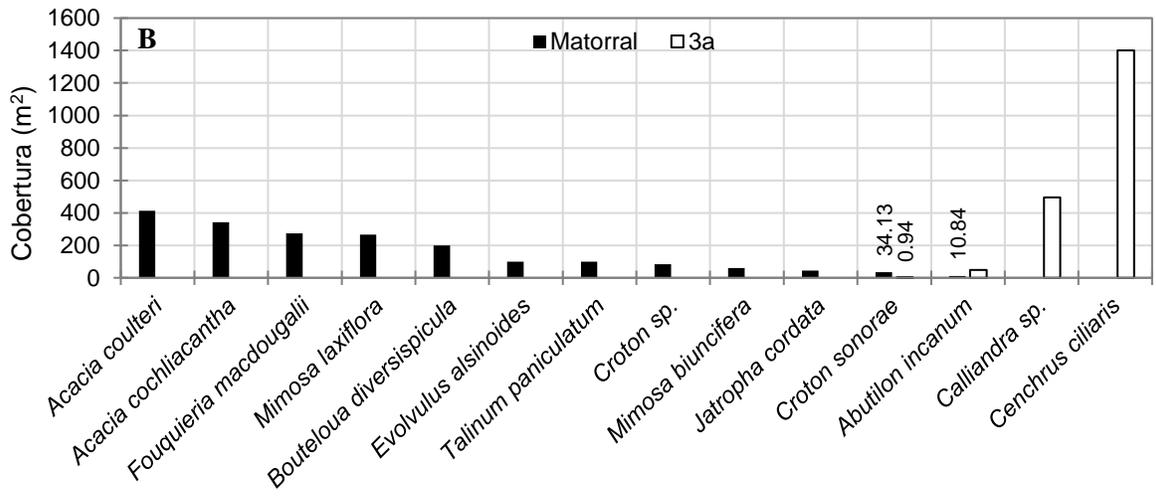
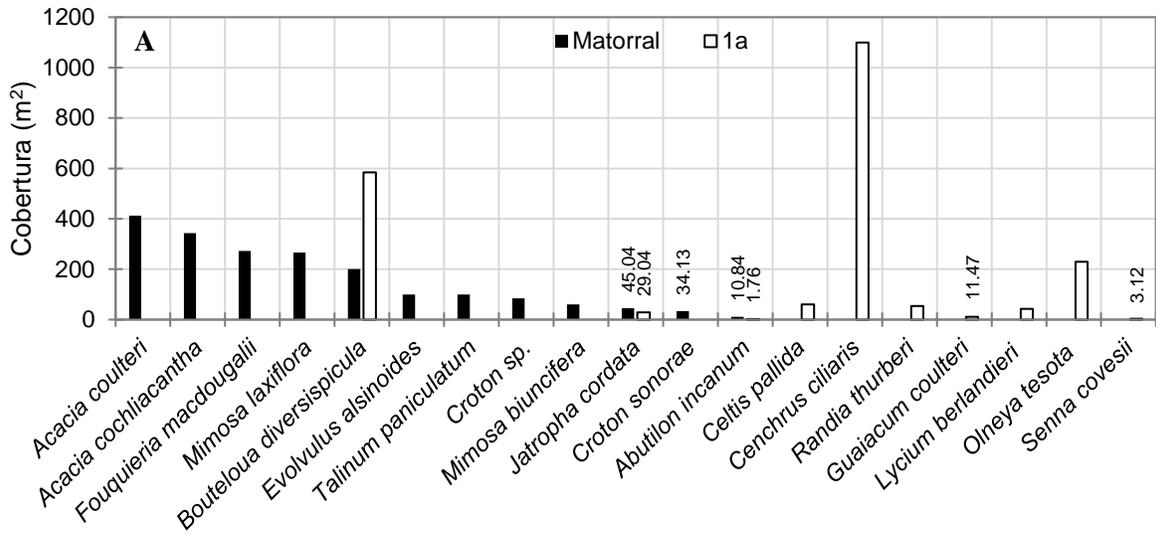


Figura 11. Parte 1.

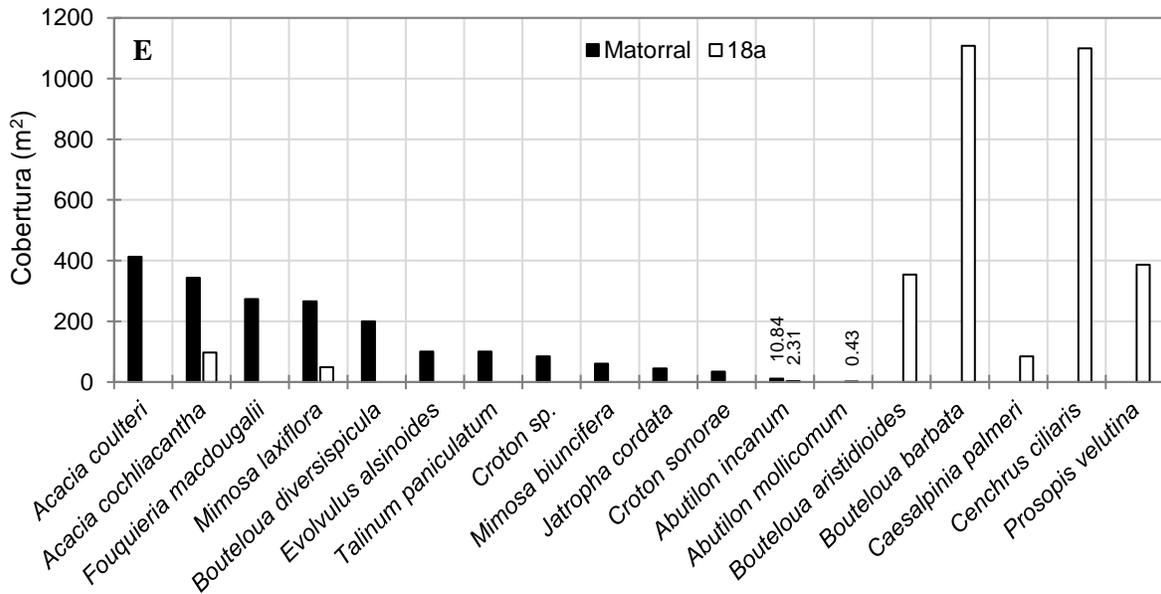
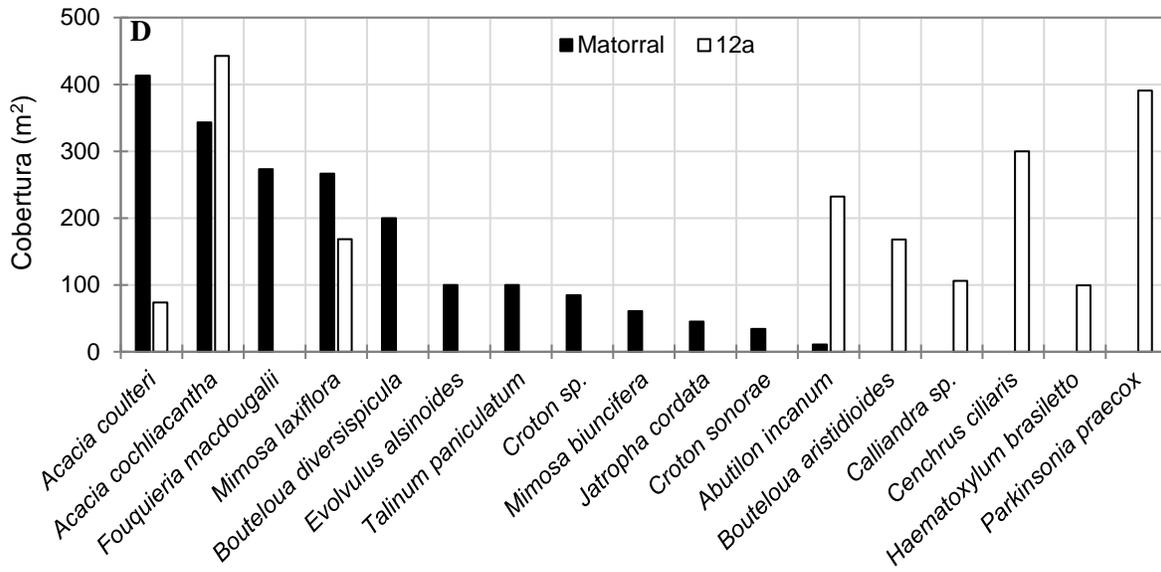


Figura 11. Comparación de riqueza, composición y cobertura de especies dominantes entre matorral espinoso y praderas de zacate buffel. Siempre se tomó al matorral como referencia y se comparó con cada pradera en el siguiente orden: **A**: pradera de 1 año; **B**: pradera de 3 años; **C**: pradera de 8 años; **D**: pradera de 12 años; **E**: pradera de 18 años. Las especies que no presentan columna no se registraron como dominantes en el sitio. Las especies con dos columnas se registraron en ambos sitios. Los números sobre las columnas (cobertura de la especie) se exponen para afirmar que existe columna cuando esta resulta poco visible.

7.5. Medidas de la diversidad funcional

7.5.1. Medias y medianas de los atributos funcionales

Las medias aritméticas y medianas de atributos funcionales en general se diferenciaron entre sitios, pero no hubo diferencias estadísticas (Apéndice E). Generalmente la pradera *3a* tuvo la menor dispersión alrededor de la media y el menor rango de valores para todos los atributos, mientras que *M* tuvo de los mayores (Figura 12 y Apéndice B). El atributo con mayor dispersión de valores fue *A*; también se consideró que *DET* y *CNF* tuvieron una alta variación en la mayoría de los sitios. Por su parte, *AFE*, *CMSF* y *CPF* tuvieron valores restringidos a un rango menor, sobre todo en las praderas de zacate buffel.

Se notó que los cambios a través de los sitios describen curvas aproximadas para algunos atributos. *DET* y *CMSF* formaron curvas aproximadamente cóncavas (Figura 12 B y D). Tal caso indicaría que las praderas de edades menor e intermedia tuvieron valores mayores para esos atributos y los sitios de mayor edad (praderas y matorral) tendieron a la reducción de esos valores. Por su parte, *AFE* y *CNF* formaron una curva aproximadamente convexa a través de la cronosecuencia (Figura 12 C y E), indicando que las praderas con tiempos menor e intermedio de manejo tendieron a valores menores de esos atributos que los sitios de mayor edad. Por otro lado, *A* fue el atributo con mayor variación en la mayoría de los sitios y se notó que dos praderas tuvieron medianas mayores que el matorral (*1a* y *12a*; Figura 12 A). El atributo *CPF* fue uno de los de menor variación por sitio y tanto el rango de valores como la media y mediana se asemejan entre sitios (Figura 12 F), con la excepción de *18a*, donde ocurrió un incremento aproximado del valor medio del atributo.

El número de especies dominantes está involucrado en la media aritmética y dispersión de valores presentados de los atributos por sitio, pues es el denominador en el cálculo. La diferencia de valores de un atributo entre especies puede generar más o menos variación alrededor de la media y mediana. Una menor variación indica que las especies se asemejaron en el valor de un atributo funcional. El índice de divergencia funcional (*FDvar*) también se utilizó para determinar las similitudes entre especies por sitio para un atributo funcional, con la ventaja de que el índice ofrece un rango de valores estandarizado. Por su parte, la media ponderada de la comunidad (*MPC*) ofrece valores dentro del rango de la unidad de medición de los atributos y el resultado está más influenciado por la cobertura

relativa y no tanto el número de especies, así que la *MPC* puede ser diferente a la media aritmética.

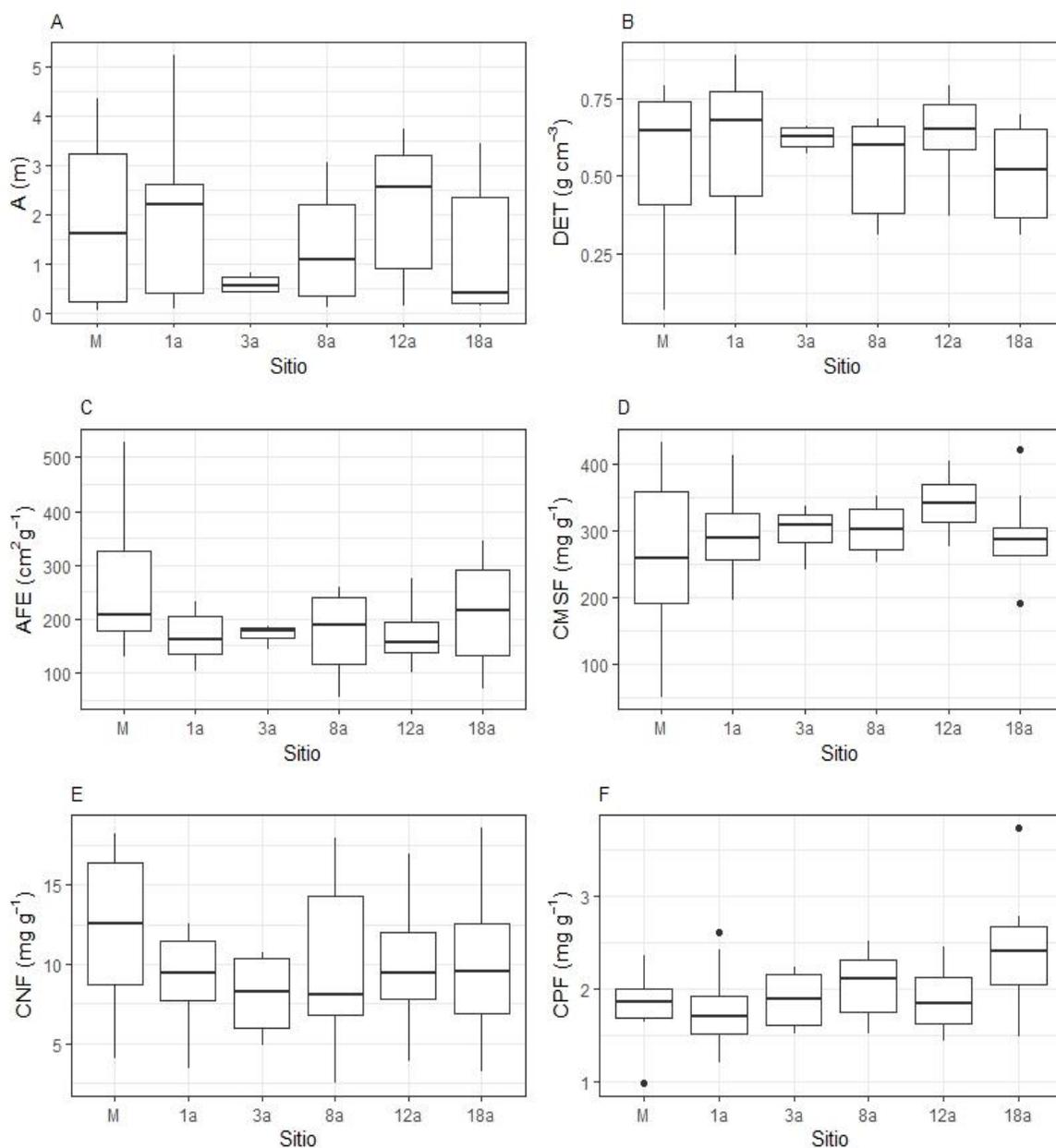


Figura 12. Gráficas de cajas para todos los atributos funcionales por sitio. Las cajas se construyeron a partir de las medias del atributo por especie en cada sitio. Los ejes horizontales muestran los sitios: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a). Los ejes verticales muestran el valor de los atributos. Junto a la sigla del atributo entre paréntesis se especifica la unidad de medición. Cada gráfica tiene la siguiente correspondencia: **A:** altura (A); **B:** densidad específica de tallos (DET); **C:** área foliar específica (AFE); **D:** contenido de masa seca foliar (CMSF); **E:** contenido de nitrógeno foliar (CNF); **F:** contenido de fósforo foliar (CPF).

7.5.2. Media ponderada de la comunidad (*MPC*) y divergencia funcional (*FDvar*) de los sitios

De los cálculos de *MPC* por sitio no se pudo calcular la varianza, pues se tomaron los datos totales en el sitio y no se hizo el cálculo por parcela; lo mismo para *FDvar*. Esto se hizo con tal de obtener información a partir de todas las especies dominantes del sitio y resumirla en un solo valor. No en todas las parcelas se encontraron todas las especies dominantes en un sitio, por lo que calcular los índices por parcela y resumirlo en medias aritméticas hubiera resultado en desviaciones grandes y confusión en la interpretación.

Las praderas de mayor edad y el matorral se caracterizaron por la tendencia a presentar valores superiores de algunos atributos en la comunidad vegetal (Tabla 2 y Figura 13). Los sitios *M* y *12a* tuvieron valores de *MPC* de *A* y *MPC* de *CNF* *MPC* superiores al resto de los sitios; *12a* además presentó el máximo de *MPC* de *CMSF* y no se diferenció en gran medida del valor presentado en *8a* (Figura 13 A, D y E). La pradera de mayor edad, *18a*, también presentó máximos: *MPC* de *AFE* y *MPC* de *CPF* (Figura 13 C y F).

Las praderas de edades menor e intermedia (*1a*, *3a* y *8a*) generalmente se caracterizaron por valores bajos de *MPC* comparados con el resto de los sitios. *MPC* de *A* se redujo en esos sitios, así como *MPC* de *AFE* y *MPC* de *CNF* (Figura 13 A, C y E). Las praderas de mayor edad también presentaron valores mínimos de *MPC*. Tal fue el caso de *MPC* de *AFE* en *12a* y *MPC* de *CMSF* en *18a* (Figura 13 C y D).

Generalmente las medias ponderadas entre sitios no tuvieron gran diferenciación. La *FDvar* por *MPC* de atributo reveló que *DET*, *AFE*, *CMSF* y *CPF* tuvieron divergencias cercanas al mínimo impuesto por el índice, es decir, la *MPC* de esos atributos fue similar entre sitios. Lo contrario se encontró para *MPC* de *A*, que tuvo la mayor divergencia; por su parte *MPC* de *AFE* tuvo una divergencia intermedia entre los valores encontrados. Esta información es importante para determinar cuál de los atributos estudiados fue más susceptible a variar frente al cambio de uso de suelo. Los resultados de *FDvar* general se reforzaron con un coeficiente de variación (CV) calculado con las *MPC* de todos los sitios por atributo.

El sitio de matorral generalmente resultó con la mayor divergencia para la mayoría de los atributos comparado con las praderas (Tabla 2 y Figura 14). El valor de *FDvar* se redujo de forma gradual hacia *1a* y *3a*. Se notó el incremento hacia *8a*, sobre todo de *FDvar* de *A*, *FDvar* de *CNF*, *FDvar* de *AFE*, cuyos valores en esa pradera fueron similares o mayores a los de *M*. Así, *M* y *8a* coinciden en altas divergencias para algunos atributos. Por otro lado *1a* y *3a* se caracterizaron por la disminución de la divergencia comparado con *M*; *3a* presentó las menores divergencias. En las praderas de mayor edad generalmente hubo variación de *FDvar*, *12a* y *18a* generalmente presentaron valores intermedios comparados con el resto; en *18a* se presentó el máximo de *FDvar* de *AFE*.

La altura de plantas generalmente fue muy divergente, pues los valores de *FDvar* en la mayoría de los sitios se acercaron al máximo valor que puede tomar el índice. Por su parte, *CPF* presentó la tendencia contraria, pues en todos los sitios presentó valores de divergencia cercanos al mínimo que puede tomar el índice. Tales resultados coinciden con los rangos de valores presentados en las gráficas de cajas (Figura 12).

Tabla 2. Media ponderada de la comunidad (MPC) y divergencia funcional (FDvar) por atributo y sitio de estudio. A: altura de planta; DET: densidad específica del tallo; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar; CV: coeficiente de variación.

Sitio	MPC					
	A	DET	AFE	CMSF	CNF	CPF
Matorral	2.498	0.618	215.516	295.965	13.346	1.673
1 año	1.103	0.584	180.263	269.238	4.984	1.837
3 años	0.551	0.612	174.887	263.246	6.255	1.564
8 años	0.682	0.389	172.262	327.518	5.454	2.039
12 años	2.235	0.620	162.178	328.740	9.582	1.945
18 años	0.909	0.419	271.426	262.233	7.248	2.369
FDvar*	0.617	0.106	0.123	0.026	0.309	0.070
CV	56.921	18.020	19.16	9.768	36.974	13.712

Sitio	FDvar*					
	A	DET	AFE	CMSF	CNF	CPF
Matorral	0.945	0.647	0.387	0.544	0.522	0.190
1 año	0.912	0.355	0.113	0.123	0.478	0.041
3 años	0.211	0.004	0.038	0.051	0.304	0.013
8 años	0.930	0.269	0.512	0.067	0.795	0.026
12 años	0.891	0.146	0.310	0.033	0.539	0.064
18 años	0.852	0.240	0.613	0.201	0.368	0.106

*El índice FDvar toma valores entre 0 y 1, entre más elevado mayor divergencia existió

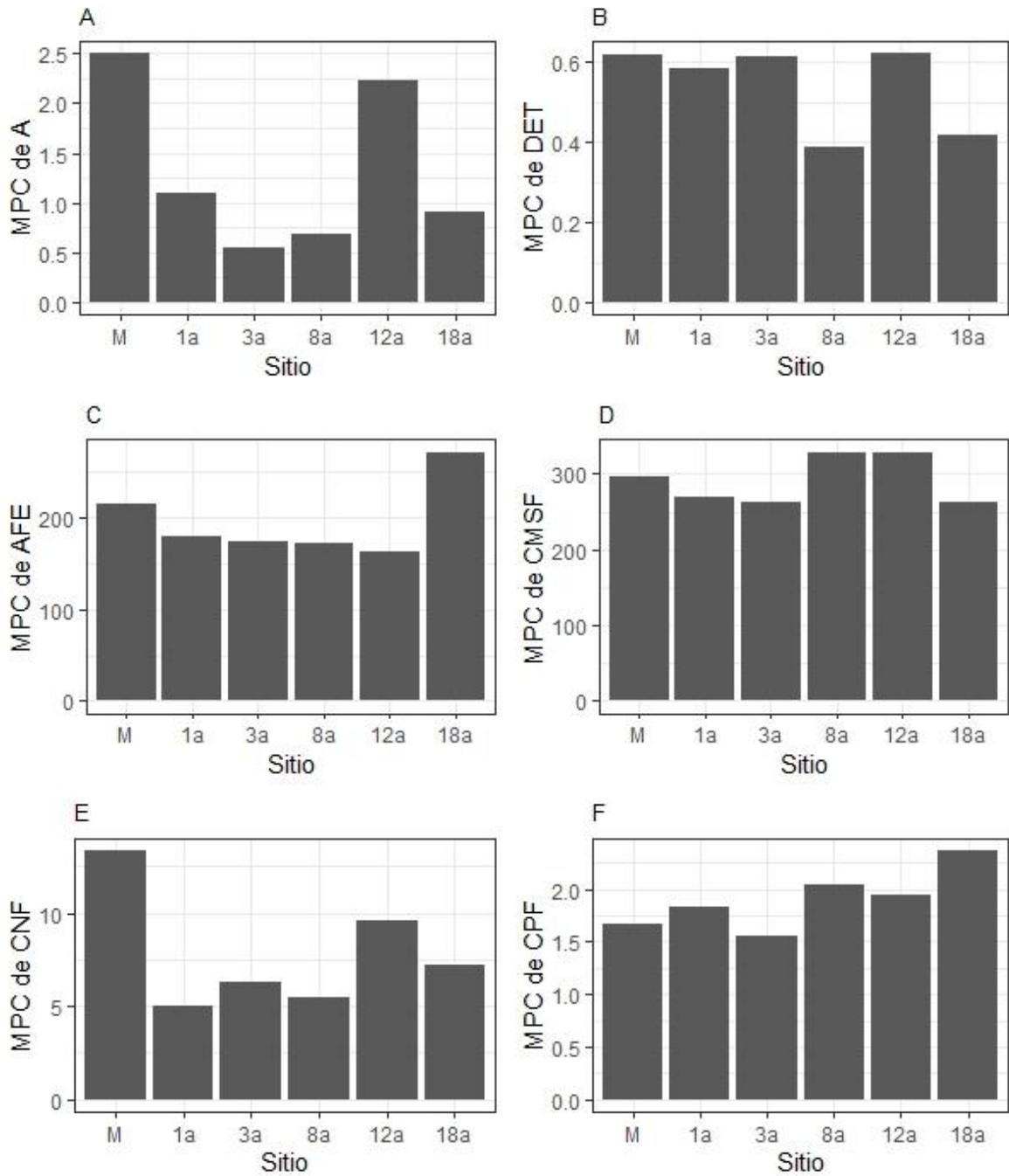


Figura 13. Meda ponderada de la comunidad (MPC) de atributos funcionales por sitio. **A:** altura de planta (**A**), **B:** densidad específica del tallo (**DET**), **C:** área foliar específica (**AFE**), **D:** contenido de masa seca foliar (**CMSF**), **E:** contenido de nitrógeno foliar (**CNF**), **F:** contenido de fósforo foliar (**CPF**). Sitios: matorral espinoso (**M**) y praderas de zacate buffel de un año (**1a**), tres años (**3a**), ocho años (**8a**), doce años (**12a**) y dieciocho años (**18a**).

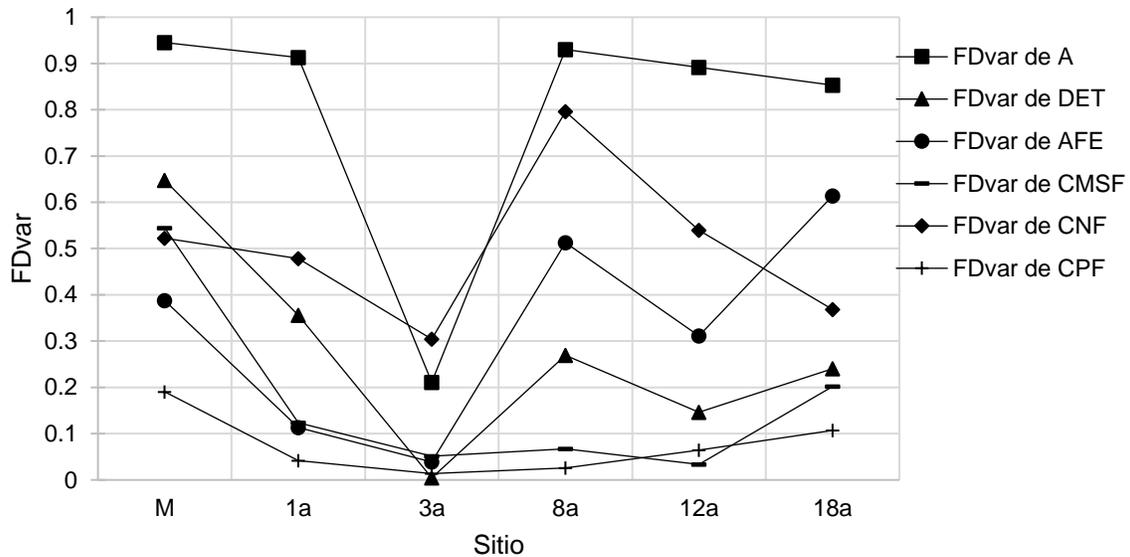


Figura 14. Divergencia funcional (FDvar) de todos los atributos funcionales por sitio. A: altura de planta; DET: densidad específica del tallo; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar. matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

7.6. Reservas de carbono

7.6.1. Reservas de carbono de la vegetación en pie

La media y mediana de biomasa y carbono de la porción aérea de la vegetación disminuyó en todas las praderas respecto al matorral (Tabla 3 y Figura 15) y en algunos casos la diferencia fue significativa (Apéndice E). La cantidad de *CBVA* de las especies dominantes en *3a* y *8a* fueron estadísticamente menores a *M* (Figura 15). El resto de las praderas no tuvieron diferencia estadística contra *M*. Entre praderas se detectó que *3a* y *8a* fueron significativamente menores que *12a*; *8a* también fue significativamente menor que *18a*. *M* tuvo valores mayores de *CBVA*, a este sitio le siguieron *12a*, *18a*, *1a* y los menores resultaron en *3a* y *8a*.

La biomasa y carbono de las especies dominantes resultaron menores a lo correspondiente a la riqueza (Tabla 3, Figura 15). Esto ocurrió porque para la estimación de *CBVA* de dominantes se descartaron algunas especies y sus abundancias. Aun así, para ambos casos se observó el mismo patrón de cambio a través de los sitios de estudio.

Tabla 3. Promedios de biomasa vegetal aérea (BVA) y contenido de carbono (CBVA) de la riqueza (total de especies) y de las especies dominantes por sitio. Se muestra la media aritmética \pm el error estándar (n=4) y el coeficiente de variación (CV). Entre paréntesis se indica la unidad de medición.

Vegetación y sitio	BVA (Mg ha ⁻¹)	CBVA (Mg ha ⁻¹)	CV
Riqueza			
Matorral	13.30 \pm 2.28	5.93 \pm 1.02	34.41
1 años	4.75 \pm 1.7	2.11 \pm 0.76	71.81
3 años	1.8099 \pm 0.1	0.80 \pm 0.04	12.08
8 años	3.0298 \pm 2.0	1.35 \pm 0.89	132.44
12 años	10.1332 \pm 2.18	4.51 \pm 0.97	43.08
18 años	6.4777 \pm 2.56	2.88 \pm 1.14	79.17
Dominante			
Matorral	11.25 \pm 2.69	5.02 \pm 1.2	47.940
1 año	3.81 \pm 1.48	1.70 \pm 0.66	77.700
3 años	1.15 \pm 0.05	0.51 \pm 0.02	9.421
8 años	1.11 \pm 0.29	0.49 \pm 0.13	52.454
12 años	9.38 \pm 2.23	4.186 \pm 0.99	47.534
18 años	5.61 \pm 2.39	2.50 \pm 1.06	85.441

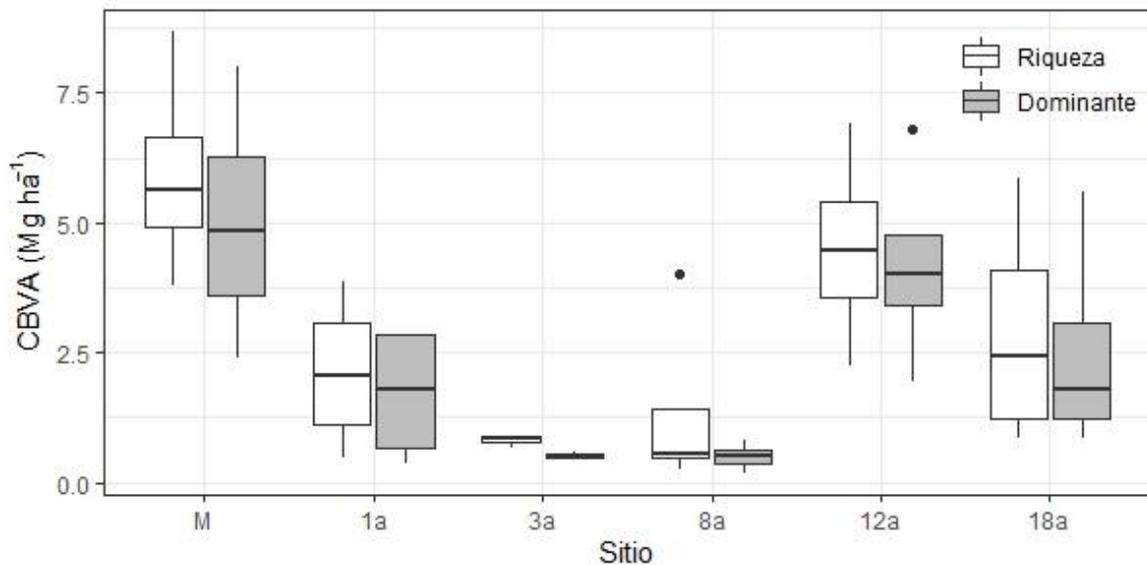


Figura 15. Cantidad de carbono de la vegetación en pie. Se presentan las gráficas de caja de las estimaciones de carbono en la biomasa vegetal aérea (CBVA) del total de abundancia de la riqueza ("Riqueza"; cajas blancas) y de las especies dominantes ("Dominante"; cajas grises), con n=4 para cada caso. Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

Las herbáceas en las praderas contribuyeron con más carbono que en el matorral. *3a* presentó la mayor proporción de carbono proporcionado sólo por herbáceas, *M* la menor y el resto tuvo alrededor del 10 % (Figura 16). En *3a* el zacate buffel fue la única herbácea dominante y representó un cuarto del *CBVA* total en la pradera. En *8a* no se incluyó al zacate buffel en los cálculos y a pesar de esto las herbáceas aquí contribuyeron de manera similar que en *1a*, *12a* y *18a*.

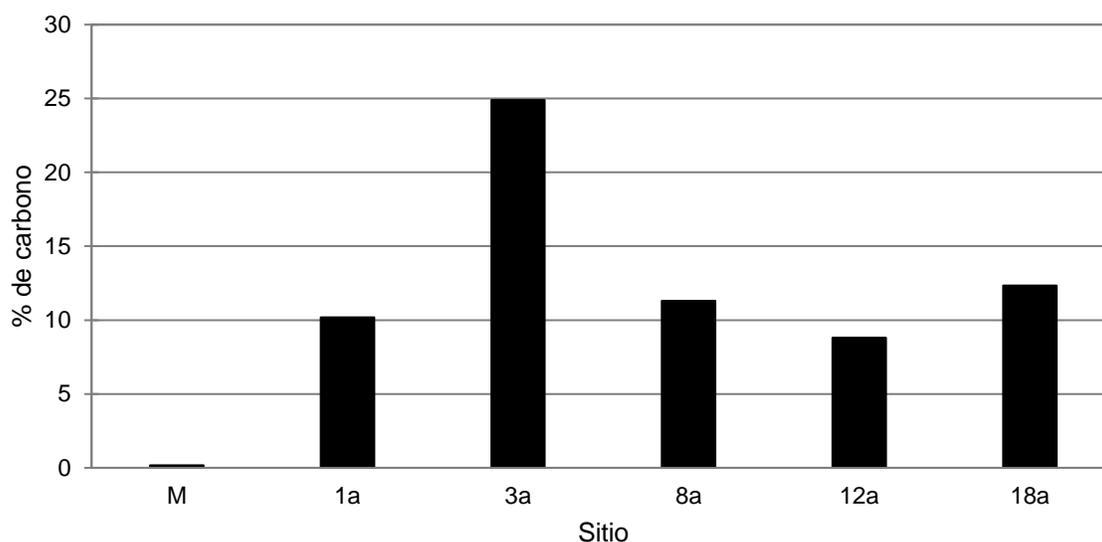


Figura 16. Porcentaje de carbono contribuido por las plantas herbáceas en el total de carbono de toda la vegetación. Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (*M*) y praderas de zacate buffel de un año (*1a*), tres años (*3a*), ocho años (*8a*), doce años (*12a*) y dieciocho años (*18a*).

7.6.2. Reservas de carbono en el mantillo (*CM*)

La reserva de carbono en el mantillo tuvo rangos de valores menores comparados con las reservas en vegetación en pie (Tabla 4 y Figura 17). No se encontraron diferencias significativas entre sitios (Apéndice E). Los sitios *M* y *3a* se asemejaron en valores medios y rangos, fueron además aproximadamente superiores que el resto de los sitios. Los sitios restantes tuvieron valores medios aproximadamente similares, siendo *1a* el que tuvo un rango de valores menor que el resto. Por otro lado, no se encontró relación aparente entre *CBVA* y *CM* en las gráficas de dispersión de los datos crudos ni de las medias.

Tabla 4. Promedios de la cantidad de carbono en mantillo (CM). Se presenta la media aritmética \pm error estándar de la muestra (n=4) y el coeficiente de variación (CV). Entre paréntesis se indica la unidad de medición.

Sitio	CM (Mg ha ⁻¹)	CV
Matorral	0.747 \pm 0.21	58.29
1 año	0.271 \pm 0.02	16.14
3 años	0.895 \pm 0.21	47.74
8 años	0.324 \pm 0.14	89.31
12 años	0.487 \pm 0.08	34.1
18 años	0.528 \pm 0.28	106.69

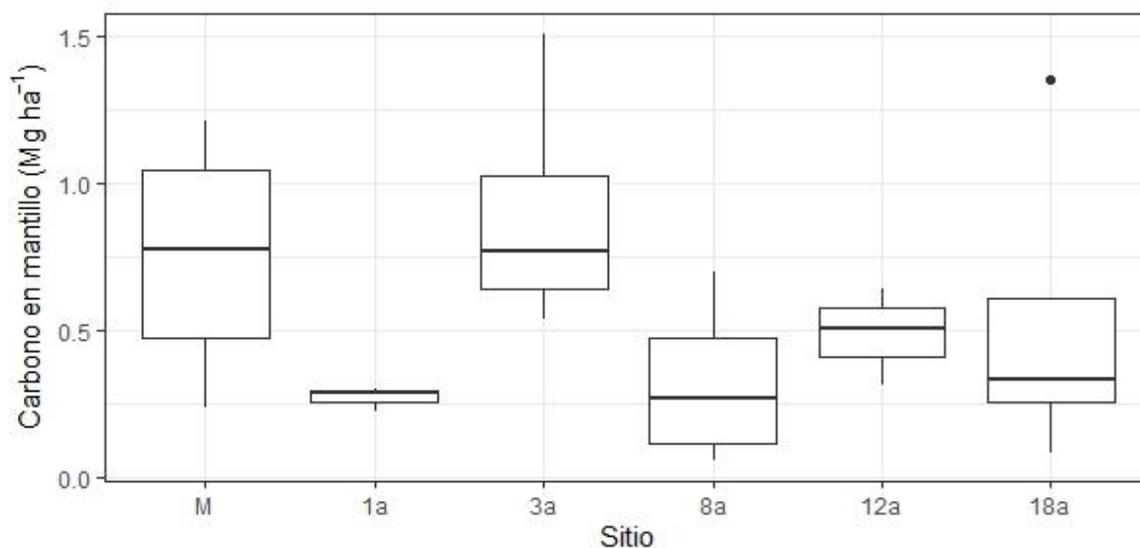


Figura 17. Reservas de carbono en mantillo. Gráficas de cajas correspondientes a la cantidad de carbono estimada en el mantillo, con n = 4 por sitio. Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

7.6.3. Reservas de carbono orgánico en suelo (CS)

El carbono en suelo representó la reserva más grande por unidad de área en todos los sitios (Tabla 5 y Figura 18). Generalmente los valores fueron más que el doble de *CBVA*. No se encontraron diferencias significativas entre sitios (Apéndice E). Los valores medios máximos de *CS* y *COS* resultaron en *I8a*; el mínimo de *CS* se encontró en *Ia* y el de *COS* en *M*. Se notó además un incremento aproximado de *COS* en la secuencia de *M* a *I8a* (Figura 18 B). Por otro lado, *CS* no siguió un patrón tan claro a través de la secuencia de sitios y los rangos de valores se asemejaron entre la mayoría de los sitios.

COS corresponde al porcentaje de carbono orgánico en una fracción fina del suelo. Después se ponderó con la profundidad, densidad y fracción de elementos gruesos del suelo (> 2 mm de diámetro) para obtener la reserva de carbono en la capa superficial del suelo por unidad de área (*CS*).

Tabla 5. Promedios de la cantidad de carbono en suelo por sitio. Se presenta la media \pm el error estándar de las muestras (n=4) y el coeficiente de variación (CV) del carbono en suelo por unidad de área (CS). También se presenta el porcentaje de carbono orgánico obtenido de las muestras del laboratorio (COS), que corresponde a una fracción fina del suelo. Entre paréntesis se indica la unidad de medición.

Sitio	CS (Mg ha ⁻¹)	CV	COS (%)	CV
Matorral	26.06 \pm 3.59	27.61	0.77 \pm 0.14	37.19
1 año	16.11 \pm 4.04	50.27	1.05 \pm 0.04	9.44
3 años	25.39 \pm 4.15	32.74	1.31 \pm 0.11	16.77
8 años	24.49 \pm 10.36	84.60	1.19 \pm 0.0.18	30.81
12 años	25.98 \pm 4.03	31.07	1.28 \pm 0.09	15.51
18 años	32.91 \pm 3.37	17.74	1.72 \pm 0.38	44.51

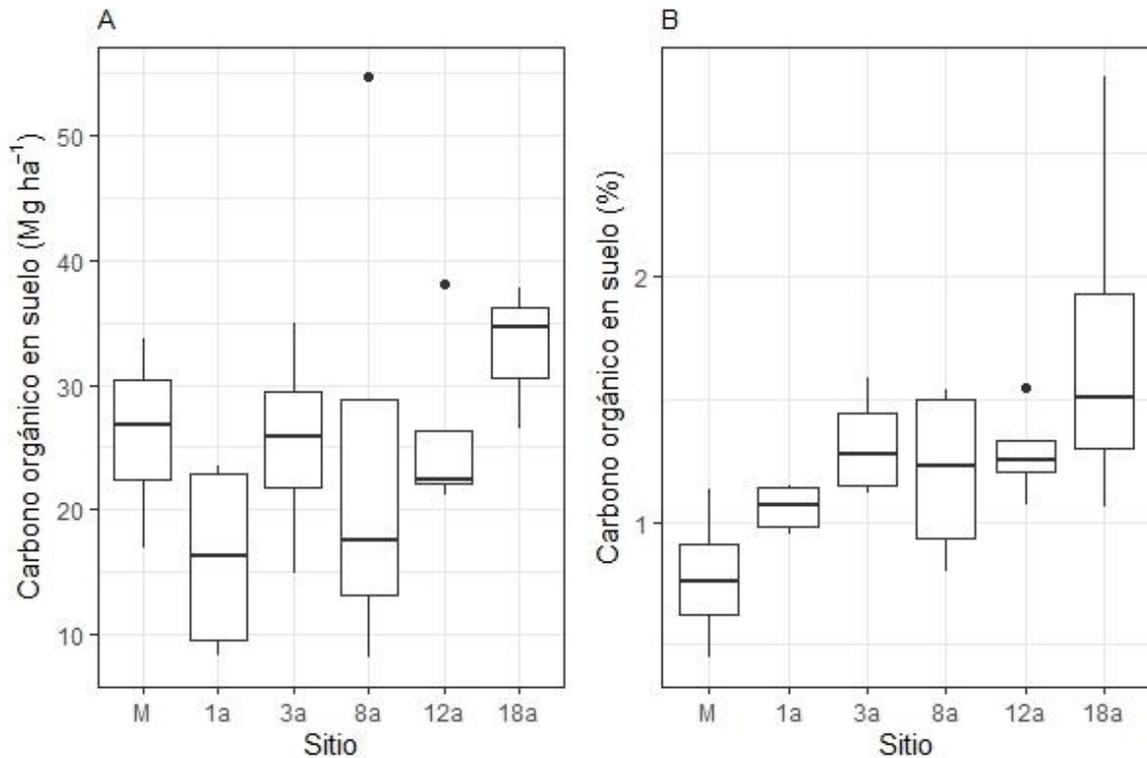


Figura 18. Cantidad de carbono orgánico en suelo. Gráficas de cajas para la reserva de carbono orgánico en la capa superior de suelo hasta 30 cm de profundidad (A); se presentan los resultados obtenidos del análisis de muestras en laboratorio, que corresponden al contenido de carbono orgánico en la fracción fina del suelo (B). Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

Se encontró una relación no lineal entre el carbono en mantillo y en suelo. En una gráfica de dispersión de los valores por parcela se detecta que los puntos pueden acomodarse en una curva cóncava. La Figura 19 (superior) muestra que esta relación tiene dos partes. Una en la que hay una relación positiva, es decir, a mayor *CM* también incrementa *CS*. Llega un punto en el que la relación se hace negativa, donde al incrementar *CM* disminuye *CS*. El punto del extremo derecho corresponde a una parcela en *3a*, que resultó con la mayor reserva de *CM* y un valor de *CS* cercano al mínimo. Anterior a este punto se encuentran un par de *M*. Del lado contrario se ubica una parcela de *8a*, con el mínimo de *CM* y *CS*.

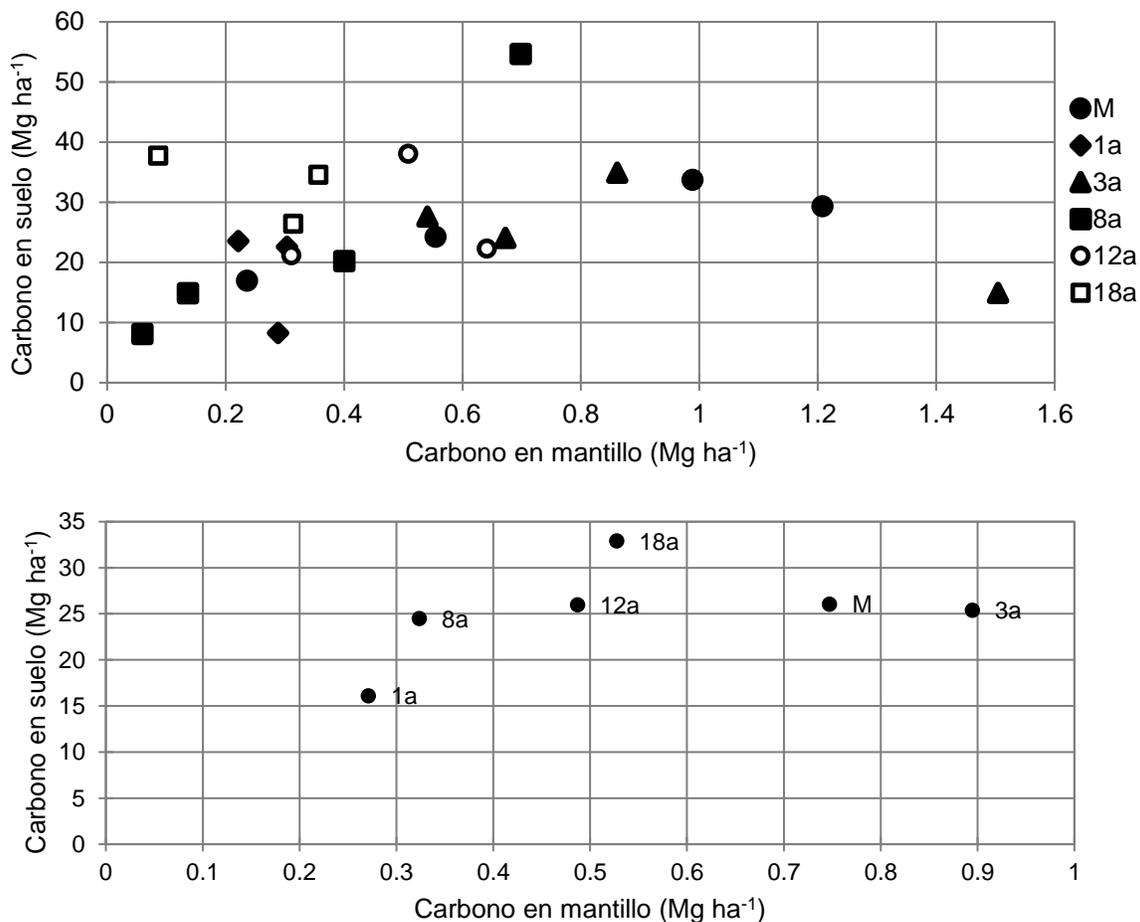


Figura 19. Relación entre carbono en suelo y carbono en mantillo. Superior: cada punto representa la reserva de carbono encontrada por parcela. Inferior: relación de las medias por sitio. Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

7.6.4. Carbono total por sitio de estudio (CTS)

El carbono total del sitio (CTS) se compuso por la suma de los tres compartimentos mencionados anteriormente. No se encontraron diferencias significativas entre sitios (Apéndice E) y de nuevo se detectó los rangos de valores entre la mayoría de los sitios no se diferenciaron en gran medida (Tabla 6 y Figura 20). También se notó que 8a resultó con la mayor variación de valores y lo contrario ocurrió en M, 3a y 12a.

Tabla 6. Reserva de carbono total en el sitio (CTS). Se presentan las medias \pm error estándar de las muestras (n=4) y el coeficiente de variación (CV) del carbono total por unidad de área por sitio.

Sitio	CTS (Mg ha ⁻¹)	CV
Matorral	32.742 \pm 4.22	25.80
1 año	18.433 \pm 4.35	47.26
3 años	27.101 \pm 4.06	29.96
8 años	26.172 \pm 11.38	86.98
12 años	30.874 \pm 4.0	25.93
18 años	28.103 \pm 7.38	52.56

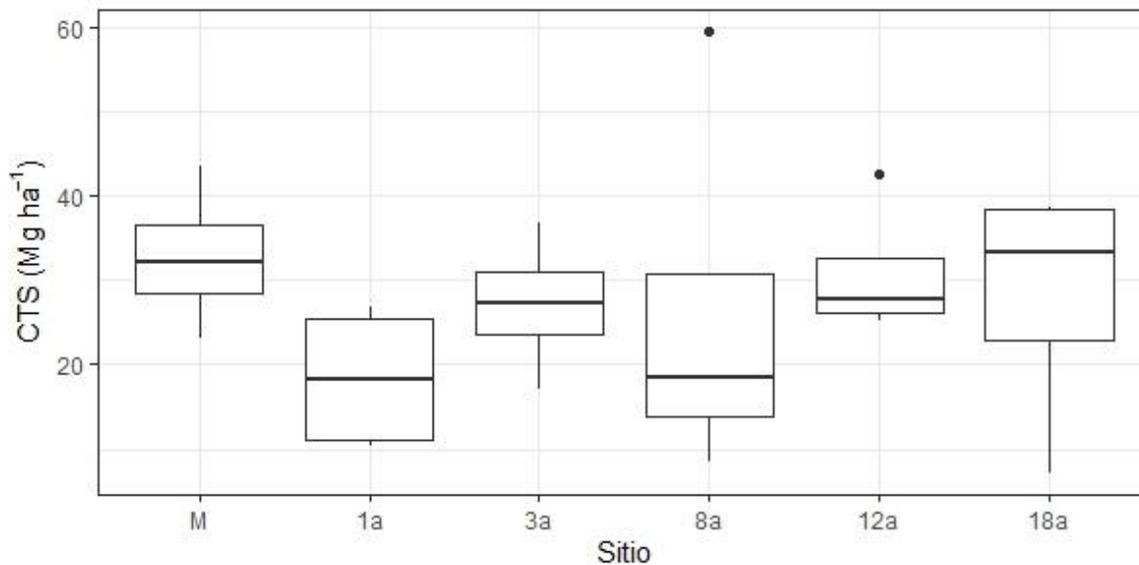


Figura 20. Cantidad total de carbono. Gráficas de cajas del carbono total en el sitio (CTS) considerando el valor de la riqueza sumado al resto de los compartimentos estimados, con n=4 por sitio. Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

El suelo fue el compartimento que contribuyó con más carbono en el *CTS* (Figura 21). *CS* representó un reservorio de más del 80 % del *CTS*. Se detectó un incremento de la contribución de *CS* en *3a* y *8a* y ambas praderas también coincidieron en que la contribución *CBVA* disminuyó, como se notó previamente. En *M*, *CBVA* contribuyó más que en las praderas. En *12a* la contribución de los reservorios fue similar a *M*, así como entre *1a* y *18a*.

Estos resultados resaltan la gran contribución de *CS* en el ecosistema incluso cuando se ha perdido *CBVA* a causa del cambio de uso de suelo.

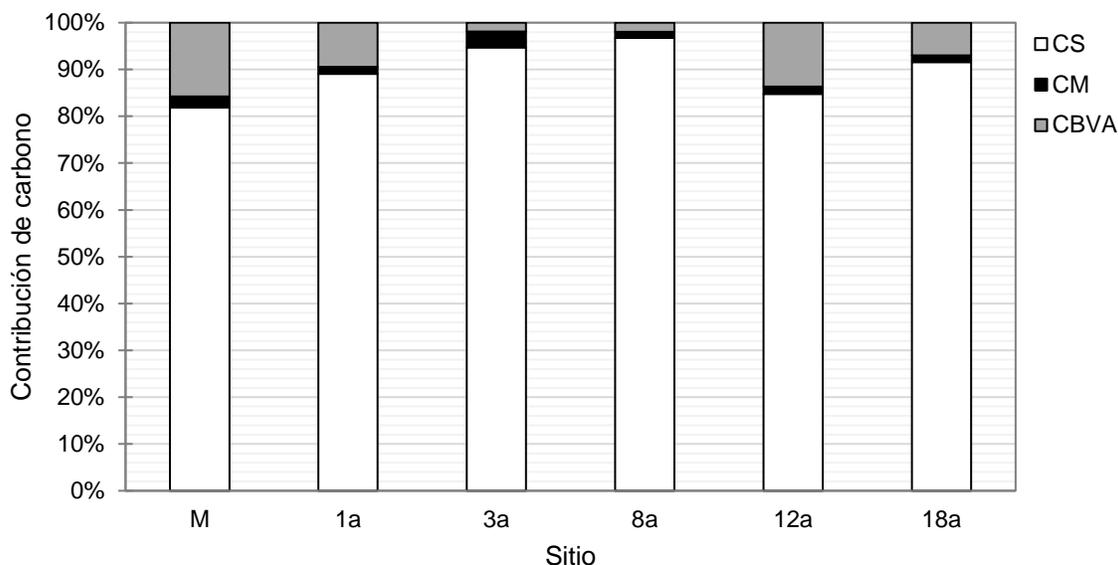


Figura 21. Contribución de carbono de cada compartimento en el total por sitio. Las columnas blancas son la contribución de carbono en suelo (CS), las negras el carbono en mantillo (CM) y las grises el carbono en biomasa vegetal aérea viva en pie (CBVA). Se presentan todos los sitios de estudio: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

7.7. Relación de las reservas de carbono con la diversidad de especies y la diversidad funcional

7.7.1. Relación entre la concentración de carbono en biomasa vegetal aérea en pie (CBVA) y la equitatividad de abundancias (E)

Se encontró que *CBVA* tuvo una fuerte relación con la diversidad de especies. Esto se comprobó con la regresión lineal entre *E* y *CBVA* (Figura 22A), la cual tuvo significancia estadística y un fuerte ajuste de la recta (Tabla 7). Se utilizó el índice de equitatividad porque tuvo una estrecha relación con los índices de Simpson y de Shannon. A través de la secuencia de sitios, el aumento de equitatividad de abundancias incrementó la concentración de *CBVA*. Lo anterior indicó un efecto positivo de la abundancia y riqueza de las especies de plantas sobre la reserva de carbono en un compartimento del ecosistema.

7.7.2. Relaciones entre diversidad funcional y reservas de carbono

Los análisis de regresión en este trabajo permitieron ordenar los sitios de estudio en base a sus variables de diversidad funcional y reservas de carbono. Diferentes compartimentos de carbono se relacionaron linealmente, con significancia estadística y de forma positiva con tres atributos funcionales: *A*, *CNF* y *CPF* (Figura 22). En las gráficas de dispersión no se encontró una secuencia ascendente precisa de edades alrededor de la recta de mejor ajuste. El conjunto de resultados expuestos al momento han indicado que el tiempo de manejo pudo haber tenido poco efecto sobre la dinámica de reservas de carbono y estas dependieron más de la diversidad de especies y diversidad funcional observada en cada sitio. Los nutrientes en hojas y el tamaño de plantas pudieron tener un papel importante en el incremento de las reservas de carbono.

La dinámica de la reserva de carbono en biomasa vegetal en pie (*CBVA*) fue explicada significativa y positivamente por la variación de los valores de *A*, *CNF* y *CPF*. Específicamente el aumento de *MPC* de *A* y de *CNF*, así como la media aritmética de *CNF* fueron importantes para el incremento de *CBVA* (Figura 22 B, E y F respectivamente). Por su parte, la divergencia funcional de la concentración de fósforo foliar (*FDvar* de *CPF*) también explicó positivamente las reservas de *CBVA* (Figura 22 H). La media ponderada de la comunidad de *CNF* también tuvo una contribución importante explicando positivamente la variación del carbono total en el sitio (*CTS*), lo que soporta la importancia de este atributo en la productividad y asimilación de carbono en el ecosistema (Figura 22 G).

Las reservas de carbono en suelo tuvieron una relación importante con la concentración de fósforo foliar. Específicamente el incremento de la media aritmética de *CPF* fue importante para el aumento de *CS* y *COS* (Figura 22 C y D). Cabe resaltar que en esos casos, *18a* resultó con los valores máximos de esas variables, y el resto de los puntos (sitios) se encontraron aglomerados, sobre todo *3a*, *8a* y *12a*.

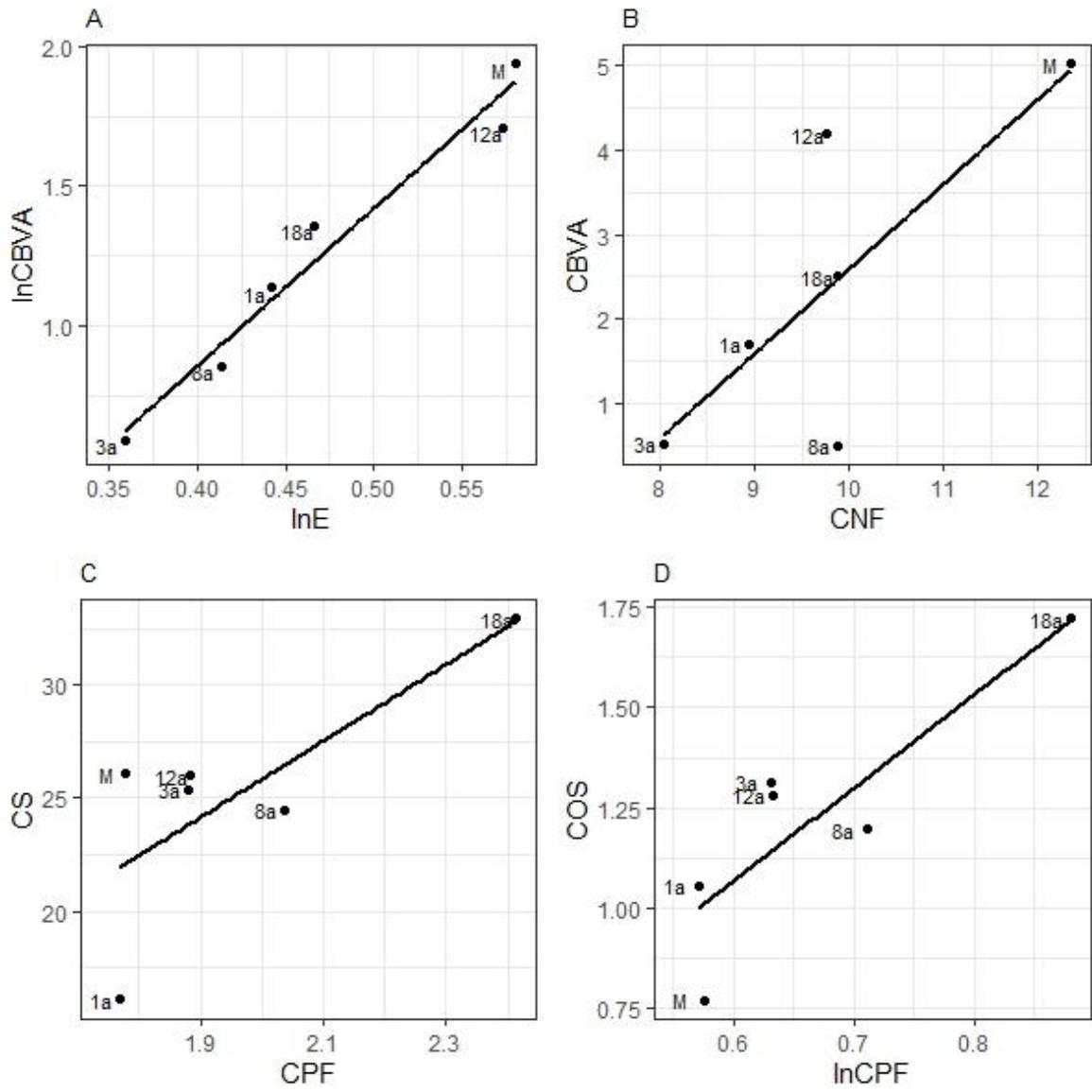


Figura 22. Parte 1.

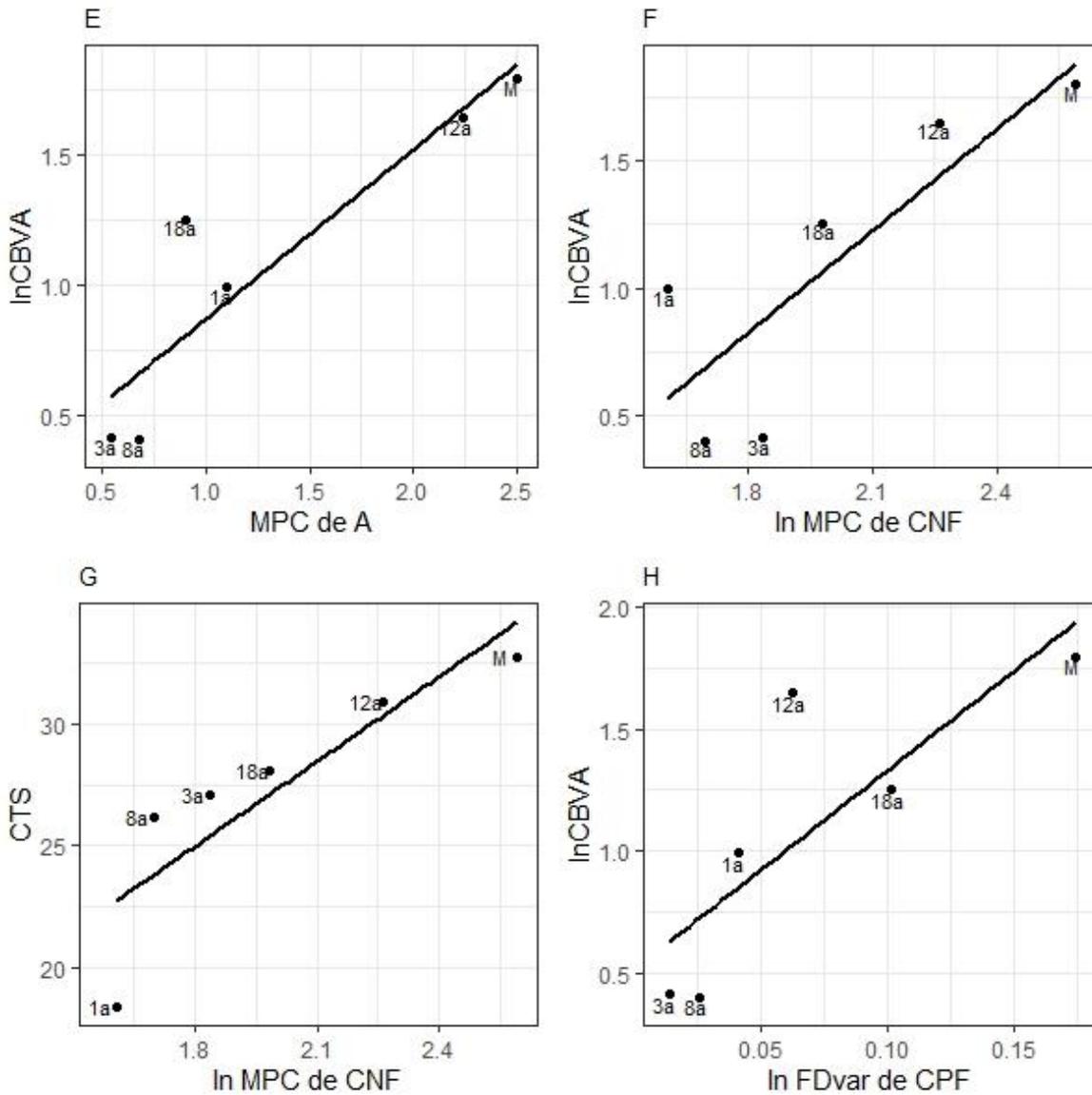


Figura 22. Regresiones lineales de la diversidad funcional explicando reservas de carbono. Los ejes horizontales presentan las variables de diversidad funcional y los verticales las de carbono. Se presentan las variables con resultados significativos: CBVA: carbono en la biomasa vegetal aérea (de las dominantes), CS: carbono en suelo, COS: porcentaje de carbono orgánico en suelo, CTS: carbono total en el sitio, MPC: media ponderada de la comunidad, FDvar: índice de divergencia funcional, A: altura, CNF: contenido de nitrógeno foliar, CPF: contenido de fósforo foliar. Alrededor de los puntos se indica el sitio al que corresponde: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

Tabla 7. Resultados de las regresiones lineales. La primera columna enlista los resultados según el orden de las gráficas de la Figura 22. Se presentan las ecuaciones de las rectas de mejor ajuste, coeficientes de determinación (r^2), valores de F del análisis y su valor p ; x^2 y su valor p se presentan para los casos en los que se aplicó el modelo lineal generalizado.

Gráfica	Ecuación de la recta	r^2	F	p	x^2	$p > x^2$
A	$\ln CBVA = 5.64 \ln E + 1.40$	0.98	111.03	<0.001		
B	$CBVA = 1.006 \bar{x} \text{ de } CNF - 7.46$	0.58	5.72	0.07	5.33	0.02
C	$CS = 16.85 \bar{x} \text{ de } CPF - 7.88$	0.57	5.49	0.07	5.18	0.02
D	$COS = 2.31 \ln \bar{x} \text{ de } CPF - 0.32$	0.740	11.40	0.02		
E	$\ln CBVA = 0.65 MPC \text{ de } A + 0.21$	0.83	19.89	0.01		
F	$\ln CBVA = 1.32 \ln MPC \text{ de } CNF - 1.55$	0.68	8.76	0.04		
G	$CTS = 11.55 \ln MPC \text{ de } CNF + 4.19$	0.751	12.06	0.02		
H	$\ln CBVA = 0.94 \ln FDvar \text{ de } CPF + 3.32$	0.67	8.15	0.04		

ln: logaritmo natural; CBVA: carbono de la biomasa vegetal aérea; CS: carbono orgánico en suelo, CTS: carbono total en el sitio; MPC: media ponderada de la comunidad; FDvar: índice de divergencia funcional; A: altura; CNF: concentración de nitrógeno foliar; CPF: concentración de fósforo foliar.

7.7.3. Análisis de componentes principales (ACP)

Cada ACP generó cinco componentes principales que en total explicaron el total de la varianza de las variables (Tabla 8 y Tabla 9). Los dos primeros componentes en conjunto explicaron la mayor varianza y en base a ellos se hizo la ordenación, permitiendo observar las diferencias entre sitios acorde a las variables de diversidad funcional y de carbono involucradas en cada análisis. Además se detectaron algunas correlaciones entre variables, lo que fue importante para identificar patrones de los atributos, la posible influencia que pueden tener entre sí y que pueden tener sobre las reservas de carbono.

7.7.3.1. ACP con la media ponderada de la comunidad (MPC)

El ACP con la MPC reveló la similitud entre algunos sitios y diferencias entre otros. El matorral se distinguió del resto de los sitios en el espacio de ordenación y el sitio más cercano a este fue *I2a*. A pesar de esa cercanía en el gráfico, *I2a* tuvo una contribución relativamente baja en el primer componente (CP1), mientras que *M* tuvo la mayor, seguido de *I8a*. Las

coordenadas (“scores” según la literatura de habla inglesa) de *M* y *I8a* sobre el CP1 fueron las mayores comparadas con el resto de los sitios, aunque con signos contrarios (Tabla 8 y Figura 23). Tales resultados indican que las diferencias entre *M* y *I8a* surgieron de los atributos correlacionados fuertemente con el CP1. Las variables correlacionadas positiva y fuertemente con el CP1 fueron *CBVA*, *MPC* de *A* y *MPC* de *CNF*, *MPC* de *DET*. Previamente se mencionó que *M* se caracterizó por valores relativamente altos para las variables mencionadas. Por otro lado, las variables correlacionadas negativa y fuertemente con el CP1 fueron *MPC* de *CPF* y *COS*. Anteriormente se mencionó que *I8a* presentó los valores más altos para esas variables. Así, el CP1 podría representar un gradiente aproximado de las variables mencionadas. Además, el lado positivo del CP1 distinguió aquellos sitios con las mayores reservas de *CBVA*, mientras que el negativo los de menor reserva.

Con el resto de los componentes principales se pudieron observar algunas características importantes de algunas praderas. *I8a* tuvo una alta contribución en el CP2 y las variables con correlación más fuerte y positiva con ese componente fueron *CS* y *MPC* de *AFE*; la pradera de mayor edad tuvo los valores relativamente más altos de esas variables. El resto de las praderas tuvieron contribuciones altas para otros componentes, pero esos explicaron menos porcentaje de la varianza de la matriz de los datos involucrados. Las variables con correlación más fuerte con el tercer componente (CP3) fueron *MPC* de *CMSF*, positivamente, y *CM*, negativamente; en el mismo componente la pradera *3a* tuvo una alta contribución y en ese sitio resultó la media aritmética mayor de *CM* y un valor relativamente bajo de *MPC* de *CMSF*. Por su parte, *Ia* tuvo una alta contribución en el cuarto componente (CP4) y *I2a* en el quinto (CP5) y las variables tuvieron correlaciones débiles con esos componentes.

Tabla 8. Resultados del análisis de componentes principales con la media ponderada de la comunidad (MPC). Se muestran los eigenvalores de cada componente principal (CP), el porcentaje de la varianza explicado por cada uno, el valor de las cargas de cada variable en cada uno de los componentes y las contribuciones de las unidades de estudio (sitios) en cada componente.

	Componentes principales				
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
Eigenvalores	4.032	2.810	1.854	0.845	0.457
Porcentaje de varianza	40.32	28.10	18.54	8.45	4.57
MPC de A	0.856	0.376	0.318	-0.113	0.114
MPC de AFE	-0.329	0.811	-0.213	-0.383	-0.205
MPC de CMSF	0.303	-0.066	0.798	0.515	-0.037
MPC de DET	0.815	-0.217	-0.360	-0.103	0.384
MPC de CNF	0.797	0.585	0.035	0.051	-0.141
MPC de CPF	-0.677	0.532	0.475	-0.137	0.123
CM	0.377	0.278	-0.791	0.387	-0.073
CS	-0.235	0.872	-0.134	0.407	-0.008
COS	-0.785	0.378	-0.128	0.174	0.441
CBVA	0.728	0.596	0.234	-0.204	0.137
Contribución de los sitios					
M	45.092	10.147	0.527	2.065	25.502
1a	0.218	27.721	0.330	53.238	1.827
3a	0.159	8.401	58.191	15.756	0.826
8a	12.387	7.421	23.729	15.579	24.218
12a	10.727	0.933	16.026	8.766	46.881
18a	31.417	45.377	1.198	4.596	0.746

Las variables de MPC son A: altura de planta; DET: densidad específica del tallo; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar; CBVA: carbono en biomasa vegetal aérea; CM: carbono en mantillo; CS: carbono en suelo; COS: porcentaje de carbono orgánico en suelo. Los sitios de estudio son: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

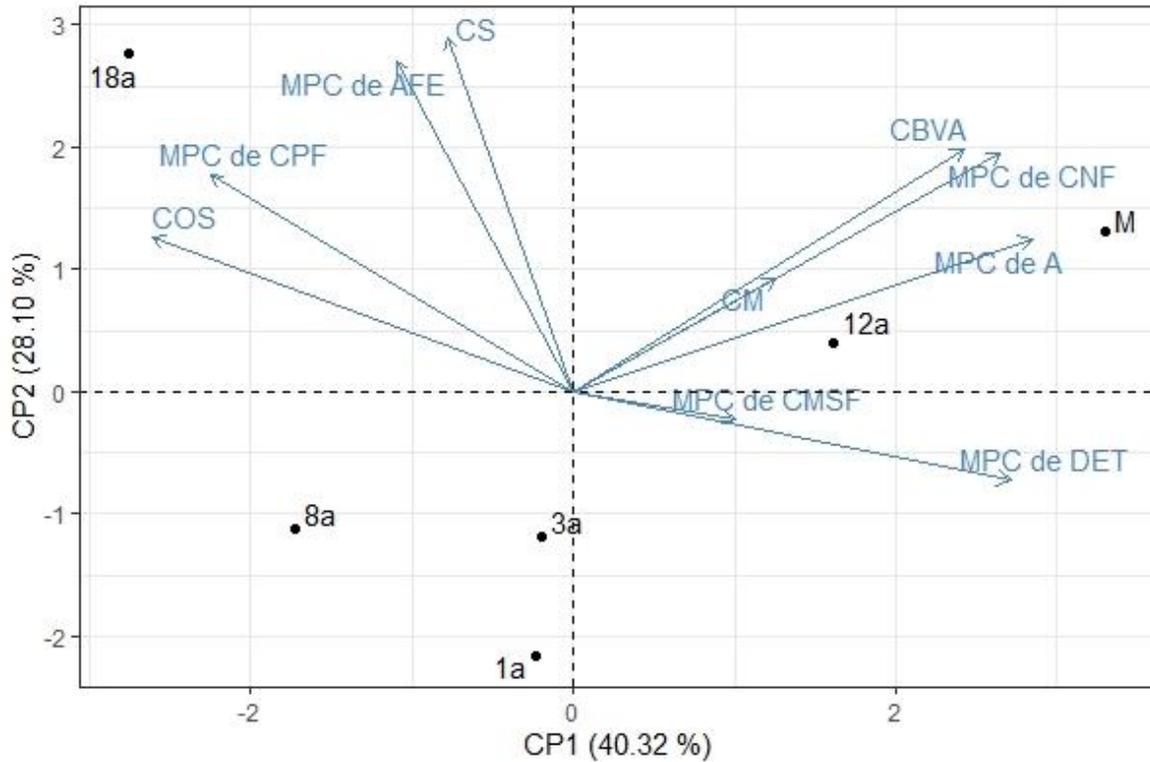


Figura 23. Análisis de componentes principales de MPC. Incluye por sitio la media ponderada de la comunidad (MPC) de todos los atributos y las medias de carbono de la biomasa vegetal aérea (CBVA), del mantillo (CM), del suelo (CS) y el porcentaje de carbono orgánico en suelo (COS). Se presenta el *biplot* que resultó de la ordenación de los sitios (puntos) junto con los vectores de las variables en las dimensiones de los primeros dos componentes (CP1 y CP2). Ambos componentes explicaron en conjunto el mayor porcentaje de la varianza de las variables (porcentajes en paréntesis). A: altura; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; DET: densidad específica del tallo; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar; matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

7.7.3.2. ACP con la divergencia funcional (*FDvar*)

Cuando se consideró la *FDvar* de todos los atributos y el carbono en cada compartimento el CPA reveló cómo se diferenciaron los sitios en función de un componente de la diversidad funcional (Figura 24). Las variables que se correlacionaron fuertemente con el CP1 fueron *FDvar* de A, *FDvar* de DET, *FDvar* de CMSF, *FDvar* de CPF y CBVA; M tuvo una alta contribución en el mismo componente (Tabla 9) y además resultó con los valores máximos de esas variables. Sobre el CP1, la pradera 3a tuvo la coordenada de menor valor y una alta contribución al mismo y ese sitio generalmente tuvo de los valores más bajos de *FDvar* de

todos los atributos, incluyendo de la variable *CBVA*. Tal contraste de los valores de esas variables puede explicar su posición contraria en el espacio de ordenación del CP1. El mismo componente podría representar un gradiente aproximado de las variables que se correlacionaron fuertemente con él.

Otras variables tuvieron correlaciones fuertes con el resto de los componentes. Se encontró la correlación negativa y fuerte de *FDvar* de *CNF* y positiva y fuerte de *CM* con el CP2 (Tabla 9); los sitios de menor e intermedia edad (*1a* y *8a*) tuvieron contribuciones intermedias y coordenadas más negativas en ese componente. Previamente se notó que esos sitios tuvieron en conjunto los valores relativamente más bajos de *FDvar* de *CNF* y valores medios de *CM*. Eso pudo haber distinguido a esas praderas del resto en el espacio de ordenación (Figura 24) y el CP2 podría representar un gradiente aproximado de esas variables. Otras variables con correlaciones negativas y menos fuertes con el CP2 fueron *FDvar* de *A* y *FDvar* de *CNF*. Por su parte, *CS*, *COS* y *FDvar* de *AFE* se correlacionaron fuerte y positivamente con el CP3; *18a* tuvo una alta contribución en el mismo componente y esa pradera tuvo los máximos para esas variables. Generalmente las variables tuvieron correlaciones débiles con CP4 y CP5 y *12a* tuvo la mayor contribución en el CP5 y coordenadas cercanas a cero sobre el CP1 y CP2, lo cual podría indicar que *12a* contribuyó poco a explicar la varianza de la matriz de correlaciones, así como se notó en el ACP con *MPC*.

Tabla 9. Resultados del análisis de componentes principales con el índice de divergencia funcional (FDvar). Se muestran los eigenvalores de cada componente principal (CP), el porcentaje de la varianza explicado por cada uno, el valor de las cargas de cada variable en cada uno de los componentes y las contribuciones de las unidades de estudio (sitios) en cada componente. Las variables son A: altura de planta; DET: densidad específica del tallo; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar; CBVA: carbono en biomasa vegetal aérea; CM: carbono en mantillo; CS: carbono en suelo; COS: porcentaje de carbono orgánico en suelo. Los sitios de estudio son: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

Variable	Componentes principales				
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
Eigenvalor	4.26	2.581	2.141	0.613	0.402
Porcentaje de varianza	42.604	25.818	21.413	6.13	4.027
FDvar de A	0.733	-0.568	0.292	-0.234	0.017
FDvar de AFE	0.491	-0.072	0.845	0.185	-0.077
FDvar de DET	0.936	-0.118	-0.225	0.055	-0.239
FDvar de CMSF	0.873	0.360	-0.200	0.127	-0.226
FDvar de CNF	0.312	-0.780	0.168	0.446	0.260
FDvar de CPF	0.910	0.405	0.033	-0.066	-0.040
CBVA	0.785	0.286	-0.033	-0.364	0.411
CM	-0.063	0.903	-0.269	0.299	0.139
CS	0.123	0.623	0.747	0.165	0.104
COS	-0.532	0.229	0.769	-0.232	-0.141
Contribución de los sitios					
M	58.442	8.976	10.770	5.112	0.033
1a	0.495	21.676	19.579	24.132	17.452
3a	40.427	24.047	11.406	7.452	0.001
8a	0.360	33.983	7.771	41.213	0.007
12a	0.132	0.496	1.728	15.589	65.388
18a	0.144	10.823	48.746	6.502	17.119

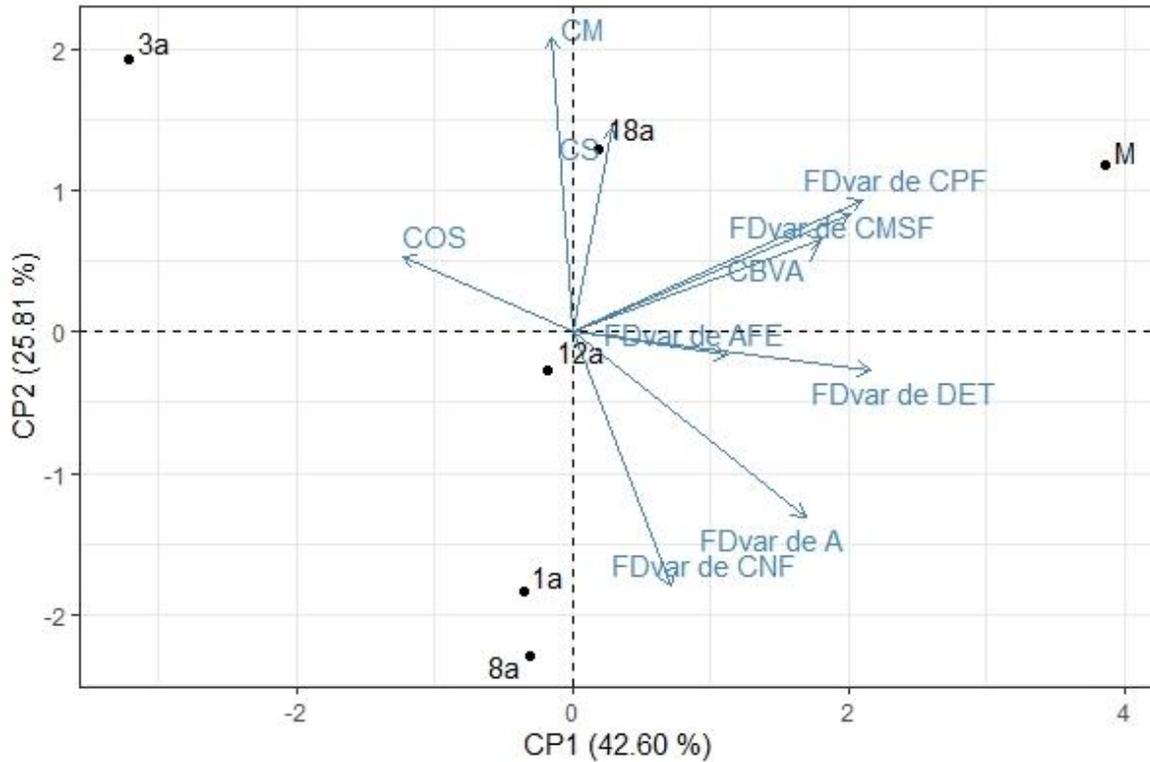


Figura 24. Análisis de componentes principales de FDvar. Incluye por sitio el índice de divergencia funcional (FDvar) de todos los atributos funcionales y las medias de carbono de la biomasa vegetal aérea (CBVA), del mantillo (CM), del suelo (CS) y el porcentaje de carbono orgánico en suelo (COS). Se presenta el *biplot* que resulta de la ordenación de los sitios (puntos) junto con los vectores de las variables en el espacio de los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2). Ambos componentes explicaron el mayor porcentaje de la varianza de las variables (porcentajes en paréntesis). A: altura; AFE: área foliar específica; CMSF: contenido de masa seca foliar; DET: densidad específica del tallo; CNF: contenido de nitrógeno foliar; CPF: contenido de fósforo foliar; matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a).

8. DISCUSIÓN

Este estudio muestra los efectos del cambio de uso de suelo en la diversidad funcional de la vegetación y la acumulación de carbono en un matorral espinoso de Sonora. La tala de la vegetación original e introducción de una especie invasora de pasto disminuyó la cobertura de la vegetación nativa y la biomasa acumulada. Las praderas inducidas se caracterizaron por alta variabilidad en las reservas de carbono, indicando la existencia de áreas con reservas relativamente altas y bajas. Al reducirse la cobertura de árboles y arbustos nativos por la inducción de las praderas, ocurren cambios en el microclima (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016) como el incremento de la temperatura y la evaporación de agua del suelo. Tales condiciones probablemente han promovido la colonización de especies tolerantes, capaces conservar recursos y de lento crecimiento. Esto se observó sobre todo en las praderas de menor edad, donde el desmonte y siembra del zacate buffel ha sido más reciente. En las praderas de mayor edad el carbono acumulado en biomasa vegetal y la equitatividad fueron relativamente más similares al matorral, al igual que algunos atributos funcionales como altura de plantas y la concentración de nitrógeno foliar; sin embargo, la composición de especies fue diferente.

Al incrementar la edad de inducción de las praderas se observó la recuperación de la biomasa de la vegetación, aunque no a la restauración de la vegetación original. Esto último probablemente fue causa de los cambios iniciales de diversidad y el impacto producido por el uso ganadero al ser praderas activas. La altura de las plantas, el contenido de nitrógeno y fósforo foliar fueron algunos de los atributos más importantes relacionados con el incremento de las reservas de carbono en diferentes compartimentos. La diversidad funcional del resto de los atributos también tuvo un papel importante. De manera general este estudio muestra cambios en la sucesión de praderas activas por medio de los cambios en diversidad biológica y acumulación de carbono.

8.1. El efecto del cambio de uso de suelo sobre las reservas de carbono de la biomasa vegetal viva en pie (CBVA) y sobre la diversidad funcional

8.1.1. Evidencias de disminución de CBVA a causa del cambio de uso de suelo

Las praderas de zacate buffel tuvieron en promedio menores reservas de CBVA comparadas con el matorral espinoso sin transformar. Se observó un patrón en forma de una curva convexa (forma de “U” o “V”), donde la pradera más reciente (*1a*), que a pesar de haber sido desmontada y sembrada con zacate buffel recientemente, no tuvo pérdidas tan grandes como las praderas que le siguen en edad (*3a* y *8a*). Hubo una reducción estadísticamente significativa en praderas relativamente jóvenes: *3a* y *8a*, las cuales tuvieron las menores reservas de CBVA. Esto indica que la posible sucesión que pudo ocurrir en *3a* y *8a* no ha permitido una recuperación de CBVA. El desmonte en *1a* pudo haber sido diferente respecto al resto de las praderas, en el que se conservaron más especies nativas, lo cual se evidencia por la riqueza encontrada, que fue similar a la del matorral (Figura 10). Otra posibilidad es que los efectos de disturbio se observen algunos años después del desmonte. En ese tiempo las especies nativas no taladas pueden sufrir estrés ya sea por la presencia del zacate buffel y/o hídrico. Las praderas de mayor edad (*12a* y *18a*) mostraron una recuperación, pues la media de CBVA aquí fue mayor que *1a*, *3a* y *8a*. Así, incluso en praderas activas con varios años de uso ocurrió la recuperación de CBVA con el tiempo. Esto pudo ser un efecto del incremento de abundancias de las diferentes especies y el incremento en talla de las especies arbóreas con el tiempo, y que tales especies tuvieron funciones importantes para el incremento de biomasa.

En las zonas áridas de México se han hecho estimaciones de biomasa que en promedio resultan más grandes que las estimadas para el sitio de matorral espinoso del presente trabajo. Se ha calculado un promedio de biomasa aérea para las zonas áridas mexicanas igual a 23.2 Mg ha⁻¹, con un error estándar de 4.15 Mg ha⁻¹ con n=23 sitios (Briones et al 2018). En el presente trabajo la estimación que más se acercó a ese valor ocurrió en una de las parcelas de *M*, con BVA de 19.448 Mg ha⁻¹; el mismo sitio presentó el mínimo de 8.491 Mg ha⁻¹ en otra parcela.

El sitio de matorral espinoso sin disturbio por el cambio de uso de suelo presentó en promedio 13.3076 Mg ha⁻¹ de *BVA* (Tabla 3). Este resultado es muy similar a lo reportado para el tipo de vegetación matorral espinoso de piedemonte en Sonora como biomasa vegetal aérea total = 13.03 Mg ha⁻¹ (Briones et al., 2018). Ese reporte corresponde al estudio de Búrquez et al. (2010), el cual reportó la ecuación alométrica usada en el presente trabajo para la estimación de *BVA*.

A pesar de la similitud encontrada, se encontraron diferencias entre los sitios de matorral espinoso del estudio citado y el estudiado en esta tesis. Búrquez et al. (2010) seleccionaron un sitio dentro de la subdivisión conocida como Planicies de Sonora dentro de la región del Desierto de Sonora. Identificaron la vegetación de matorral espinoso de piedemonte en laderas mirando hacia el norte. Este tipo de sitio se encontró rodeado por un tipo de vegetación correspondiente a ambientes más desérticos que tropicales. El sitio se caracterizó principalmente por las especies *Acacia willardiana* Rose, *Croton sonorae* Torr., *Jatropha cordata* (C.G. Ortega) Muell. Arg., *Mimosa distachya*, *Parkinsonia microphylla* y especies de *Cylindropuntia*. En el presente trabajo las cuatro especies de mayor abundancia en *M* fueron *Acacia coulteri*, *Acacia cochliacantha*, *Fouquieria macdougalii* y *Mimosa laxiflora*. En ambos trabajos coincidieron los géneros *Acacia* y *Mimosa* como dominantes, aunque se debe reconocer que la composición de especies fue generalmente diferente entre ambos trabajos, lo cual puede llevar a un resultado impreciso al aplicar la ecuación alométrica. Tal imprecisión puede originarse de las variaciones interespecíficas del contenido de carbono entre especies. Se ha reportado para especies de matorrales xerófilos mexicanos tal concentración en hojas, tallos y raíces es en promedio aproximadamente 45 % (Briones et al., 2019); aunque considero que la variación interespecífica es baja, dados los errores estándar que son relativamente bajos para las medias de cada órgano.

El resultado del cálculo de *BVA* a partir de la ecuación alométrica de Búrquez et al. (2010) en el presente trabajo debería tomarse con precaución. Las diferencias de concentración de carbono entre especies y entre sitios pueden originar errores y hacer el resultado impreciso. Por otro lado, decidí que el uso de esa ecuación fue la mejor opción, dada la cercanía geográfica del sitio de estudio donde se tomaron los datos para desarrollarla. El sitio también se clasificó como matorral espinoso, por lo que puede ser más probable que

haya coincidencias en el tipo de clima, recursos y formas de vida dominante. Además, fue relativamente más sencillo usar esa ecuación, dado que considera datos de todas las especies en un sitio dado. Por otro lado, fue difícil encontrar ecuaciones específicas para cada especie registrada en el presente trabajo.

Franklin et al. (2006) encontraron que las praderas de zacate buffel no son tan productivas como el matorral xerófilo del Desierto de Sonora. Determinaron que la productividad promedio aproximada de praderas de zacate buffel en las Planicies de Sonora fue de $1583 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, mientras que en el desierto sin convertir fue de $2638 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ del año 2000 al 2003. También encontraron una reducción estadísticamente significativa de la cobertura de árboles en praderas. Esto indica que la transformación a praderas reduce la cobertura de plantas capaces de generar mayor biomasa que el pasto. En este contexto las funciones de la vegetación en una comunidad nativa del desierto deberían contribuir a la generación de mayor biomasa comparado con la comunidad de la pradera de zacate buffel.

El cambio de uso de suelo también se ha estudiado en el matorral espinoso tamaulipeco (MET), donde se reportó la reducción de *CBVA*. Un sitio previamente cultivado y posteriormente abandonado por 25 años tuvo 2.98 Mg ha^{-1} , mientras que un sitio de MET prístino tuvo 11.70 Mg ha^{-1} (Yerena-Yamallel et al., 2011). El MET también se ha transformado a praderas pecuarias, con efectos de pérdida de *CBVA* y recuperación con el tiempo (Yerena-Yamallel et al., 2014). Se reportó para el sitio prístino 14.25 Mg ha^{-1} y un incremento gradual acorde a la edad de abandono de praderas con regeneración natural. Praderas con 10, 20 y 30 años de abandono tuvieron 4.13, 7.33 y 8.03 Mg ha^{-1} , respectivamente. La recuperación a través del tiempo se debió al incremento de frecuencia de individuos que incrementaban su diámetro basal. Además, estimaron que el potencial de captura de carbono disminuye con la edad de abandono por el cese de crecimiento y productividad de plantas de edad más avanzada. Generalmente la sucesión tardía se caracteriza por el desarrollo de especies de crecimiento lento (Lambers et al., 2008)

La regeneración natural en praderas abandonadas ayudó a recuperar las reservas de *CBVA* en el MET. El presente estudio coincidió en que el cambio de uso de suelo causó la disminución de *CBVA*; por otro lado, este estudio mostro que la recuperación es posible en praderas activas de mayor edad, lo cual se debió al incremento de abundancias de la mayor

parte de las especies abundantes que además tuvieron funciones relacionadas a una mayor generación de biomasa.

Las reservas de carbono y la diversidad funcional son afectadas por factores englobados en el cambio de uso de suelo. El desmonte de nativas, la interacción del zacate buffel con el ambiente biótico y abiótico, el pisoteo, herbivoría y deposición de heces fecales de las vacas fueron variables de efecto en todas las praderas estudiadas. En este trabajo sería difícil hacer una distinción detallada del efecto de un factor independiente de los otros. Se consideró el tiempo de manejo como principal variable de efecto sobre las variables de respuesta. A pesar de lo anterior, se puede considerar que las distinciones entre *M* y la pradera más joven (*Ia*) correspondieron al efecto más aislado del desmonte, porque esa pradera fue más reciente y permaneció menos tiempo con zacate buffel y vacas. El efecto sostenido del zacate buffel y las vacas pudo ser mayor en *I8a* por haber permanecido más tiempo bajo uso.

Cada sitio mostró un conjunto de propiedades de diversidad de especies y funcionales distintivas, que pudieron ayudar a explicar las reservas de carbono. Las edades de los sitios representan un gradiente aproximado de almacenes *CBVA*. Por otro lado, no se observó un gradiente de *CM* y *CS* acorde a la edad y no hubo diferencias tan grandes entre sitios como para haber sido estadísticamente significativas para esos reservorios. Eso indica que cada pradera y reservorio de carbono ha respondido de manera diferente al uso pecuario continuo.

Las propiedades de la comunidad y carbono observados en las praderas son producto de las especies remanentes post-desmonte y también de las que han podido crecer, regenerarse y colonizar. Los criterios de desmonte para el sembrado del zacate buffel han variado en el tiempo (Luis Campillo, comunicación personal, 2019) y no se puede asegurar que en todas las praderas se hayan eliminado y mantenido las mismas especies al momento de desmontar. La poca similitud entre los sitios de estudio es prueba de eso (

Tabla 1). Aunado a las variaciones climáticas durante el tiempo que corresponde la cronosecuencia (18 años aproximadamente), se espera una respuesta diferencial de diversidad y reservas de carbono entre los sitios.

8.1.2. Dinámica de la reserva de carbono en biomasa vegetal viva en pie (CBVA) en coordinación con la diversidad funcional

Uno de los resultados principales de este estudio fue la reducción de *CBVA* en las praderas respecto al matorral. Tal disminución fue significativa en *3a* y *8a*. Esas praderas además tuvieron menores reservas medias de *CM*, aunque no fue una diferencia significativa respecto a *M* o el resto de los sitios. Acompañando esos resultados, la diversidad funcional de *3a* se caracterizó por algunos de los valores más bajos de *MPC* y *FDvar* de la mayoría de los atributos comparado con *M*. La pradera de 8 años también se caracterizó por la disminución de valores de *MPC* de algunos atributos, como *A*, *DET*, *AFE* y *CNF*. También, *3a* y *8a* presentaron los valores más bajos de equitatividad de especies (*E*). Evidentemente el efecto del cambio de uso de suelo en las praderas *3a* y *8a* fue más fuerte y con efectos negativos para las reservas de carbono, la diversidad de especies y la diversidad funcional, considerando al matorral como sitio control y sus propiedades de la comunidad y ecosistema como las más conservadas y normales.

Las reservas de carbono menos afectadas por el cambio de uso de suelo fueron las del suelo. No se encontraron diferencias significativas entre sitios, aunque se pudo notar un aparente incremento de *COS* a través de la secuencia de edades de las praderas, resultando *18a* con el valor medio por encima de cualquier sitio.

Al incrementar el tiempo de manejo de las praderas se observó la recuperación de *CBVA*. Esto se pudo comprobar con la comparación de los valores de *3a* y *8a* contra *12a* y *18a*. Por otro lado, *1a* contradice ese patrón, ya que también resultó con *CBVA* similar a la pradera de mayor edad. A pesar de ese incremento de la reserva con el tiempo, no se notó que la composición de especies en las praderas se fuera haciendo más similar al matorral con el tiempo, pero sí la equitatividad. Así, en las praderas de mayor edad pudo incrementar la riqueza y abundancia. Por su parte, las praderas con poco (*3a*) e intermedio (*8a*) tiempo de manejo, no tuvieron la capacidad de desarrollar abundancias y riqueza tan altas como el matorral.

En pastizales los pastos tienen la capacidad de tolerar el fuego o el forrajeo generalmente por tener alta *AFE*, una alta tasa de producción de hojas, una alta tasa de crecimiento relativo, baja longevidad foliar y altas reservas de recursos y una cantidad grande

de meristemas y almacenamiento de carbono bajo suelo (Lambers et al., 2008). Estas son propiedades funcionales que favorecen la alimentación del ganado, pero desfavorecen la colonización de leñosas, sobre todo sumando el disturbio por el ganado (Lambers et al., 2008). Las diferencias funcionales entre ecosistemas pueden originarse a partir de las diferencias en los tipos de organismos que dominan el uso de recursos y la productividad primaria (Gounand et al., 2020). En este estudio, las praderas fueron funcionalmente diferentes al matorral, lo cual pudo deberse a las funciones dominantes impuestas por las especies más abundantes y una de ellas fue el zacate buffel.

8.1.2.1. El paso del matorral espinoso (*M*) a la pradera con un año de manejo (*Ia*)

El caso de reducción de *CBVA* en *Ia* puede atribuirse más a la cantidad de especies y biomasa eliminada durante el desmonte y el poco tiempo de inducción. La eliminación de la biomasa aérea de plantas en *Ia* fue la más reciente observada en el presente estudio, entonces al momento de estudiarla hubo menos tiempo entre el estado de matorral y el estado de pradera. El desmonte resultó en una pérdida de alrededor del 50 % del valor de *CBVA* de *M*. La mayoría de las leñosas tuvieron una cobertura muy baja, exceptuando *O. tesota*, que por su alta cobertura y altura fue importante para conservar una parte de *CBVA* en el sitio. Actualmente hay recomendaciones de que especies se pueden incluir o no en el desmonte, lo que ya se siguió en esta pradera. Una costumbre en las praderas de zacate buffel es dejar árboles grandes para que brinden sombra al ganado. También se ha recomendado el desmonte parcial de la vegetación, ya que un desmonte completo puede ocasionar la erosión del suelo y el espacio sería inviable para el establecimiento del zacate buffel (Alcalá-Galván, 1995). La reducción de *E* en *Ia* respecto a *M* se debió a la dominancia de pastos y eso también tuvo efecto en la diversidad funcional. El zacate buffel fue la especie con mayor cobertura, así que tuvo la oportunidad de convertirse en dominante en un periodo de tiempo relativamente corto, gracias a que se facilitó su establecimiento por la liberación de espacio con plantas nativas y el sembrado.

De *M* a *Ia* ocurrió un cambio en las propiedades fisiológicas dominantes en la comunidad de especies de plantas, denotados por los valores de algunos atributos funcionales. La pradera tuvo el mínimo de *MPC* de *CNF* y disminuyeron respecto a *M* los valores de *MPC* de *A*, de *DET* (ligeramente), de *AFE* y de *CMSF*. El espectro global de forma

y función define valores de masa foliar por área (*MFA*) en un rango de 10 g m^{-2} a 1000 g m^{-2} aproximadamente (Díaz et al., 2016). Una especie con *MFA* cercana al mínimo del rango tiene una capacidad de adquirir recursos a una tasa más rápida que una especie con *MFA* cercana al máximo del rango. Los valores medios de *AFE* obtenidos en este trabajo fueron de alrededor de $200 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, transformados a la unidad de *MFA* citada resulta en 50 g m^{-2} . Si se toma como referencia el rango del espectro global, y tomando en cuenta sólo *AFE*, podría alegarse que la mayoría de las especies estudiadas en el presente trabajo se caracterizaron por la adquisición relativamente rápida de recursos. Por otro lado, acorde al rango de *CNF* presentado en el espectro global, se puede considerar que las especies del presente trabajo fueron más conservadoras que adquisitivas. En términos relativos, la reducción de *MPC* de *AFE* y *MPC* de *CNF* respecto a *M* indicaría una tendencia a la conservación de recursos, y la reducción de ambas variables es algo que se notó en la mayoría de las praderas, incluyendo *Ia*. Aunque los valores de *AFE* disminuyeron, el rango sigue considerándose cercano al extremo adquisitivo impuesto por el espectro global, así que lo ideal sería declarar que la diversidad de especies se hizo menos adquisitiva.

Aunque la mayoría de las especies midieron más de dos metros de altura en *Ia* (Apéndice C), el valor de *MPC* de *A* fue de 1.103 y la divergencia fue cercana a la máxima. En este caso los pastos de menos de un metro de altura tuvieron mayor control en el resultado de *MPC* de *A*. Estas especies redujeron la altura predominante en la comunidad debido a su gran abundancia; *FDvar* de *A* fue alta (aunque ligeramente menor que *M*) porque la mayor parte de la riqueza tuvo la tendencia a una mayor altura. La disminución de las alturas en la comunidad, causada principalmente por la tala de árboles y la siembra del zacate buffel, llevó a la reducción de *CBVA*.

La divergencia funcional todos los atributos disminuyó en el paso de *M* a *Ia*, indicando que en la pradera la mayoría de las especies tendieron a tener propiedades funcionales similares entre sí. La gran abundancia de *C. ciliaris* fue uno de los principales influyentes en los valores de *MPC* en *Ia*. Específicamente la *MPC* de *CNF* fue muy similar al valor del atributo en *C. ciliaris* y *B. diversispicula* (Apéndice C). Si otras especies tuvieran un valor de algún atributo similar al de *C. ciliaris* lo más probable es que la *MPC* resultara cercano a tal valor, aunado a una *FDvar* reducida. Lo anterior se comprobó en *Ia* con *AFE*,

CMSF y *CPF* cuya *FDvar* estuvo cerca de cero, lo que indicó que la mayoría de las especies convergieron en el valor de un atributo funcional, es decir, *C. ciliaris* y el resto de las especies dominantes se asemejaron en los procesos fisiológicos impuestos por esos atributos foliares. Los valores de *MPC* y *FDvar* de *AFE* entonces indicaron que la mayoría de las especies se asemejaron en una condición de adquisición más lenta de recursos comparado con *M*. Ya se ha notado que los árboles y arbustos pueden abarcar un rango amplio de valores de *AFE* y *CNF* y se pueden asemejar a las herbáceas (Wright et al., 2004) y se notó en *Ia* por la presencia de ambas formas de vida y la reducción de la divergencia funcional.

Acompañado del efecto de la altura de plantas, otros atributos funcionales también pudieron influir en la variación de *CBVA*. *MPC* de *CNF* y *MPC* de *DET* y *FDvar* de *DET* y se correlacionaron positiva y fuertemente con *CBVA* (Tabla 8y Tabla 9). En un bosque tropical con sequía estacional se encontró una alta densidad de madera (un atributo similar a *DET*), la cual tuvo un efecto positivo en la sobrevivencia y cantidad de biomasa a lo largo de 5 años de estudio de la dinámica de biomasa; la alta densidad de la madera contribuye en el crecimiento al mantener los procesos hidráulicos durante la sequía, además provee mayor resistencia mecánica contra la ruptura de tallos (Prado-Junior et al., 2016). La dominancia de especies con mayores alturas y densidad de madera y con un rango de valores bajos en la comunidad para esos atributos también se ha correlacionado positivamente con *CBVA* en otros ecosistemas secos (Conti y Díaz, 2013). El valor de *MPC* de *DET* en *Ia* se redujo ligeramente respecto a *M*, por otro lado, se consideró que *FDvar* de *DET* tuvo mayor diferencia entre ambos sitios (disminuyó en *Ia*). Esto se interpreta en el sentido que *Ia* mantuvo valores de *DET* relativamente altos y más constantes entre especies. La *FDvar* baja indicó además que tanto las especies remanentes post-desmonte (como *O. tesota*) y las de reciente establecimiento (como el zacate buffel) contribuyeron casi por igual a un valor alto de *DET* en la comunidad. Esta tendencia sería benéfica para *CBVA*, dados los beneficios al desarrollo de plantas mencionados previamente y además resultó una correlación positiva entre ambas variables.

Dado que *MPC* de *A* y *MPC* de *CNF* también se correlacionaron positivamente con *CBVA* y *Ia* tuvo una reducción de ambos, la tendencia a la reducción de *CBVA* se reveló. *FDvar* de *A* se redujo ligeramente respecto a *M*, así, en *Ia* se conservaron plantas capaces de

tener gran altura y contribuir con mayores reservas de *CBVA* junto al zacate buffel, que tuvo alturas alrededor de medio metro y que representó un porcentaje muy bajo de *CBVA* en el sitio (Figura 16). La altura relativamente baja indicó en este caso la poca capacidad de almacenamiento de *CBVA* que tiene el zacate buffel. A pesar de haber presentado *DET* alta, otras características del zacate buffel indicaron una capacidad relativamente menor de generar reservas de *CBVA*, tal como el tamaño y su bajo contenido de nitrógeno en hojas respecto a otras especies en el mismo sitio. Con tales propiedades dominando la pradera se explica el estado de menor reserva de *CBVA*.

La sustitución de la vegetación nativa por zacate buffel causó la reducción de la reserva de *CBVA*. Acompañado de ese cambio también ocurrieron cambios en la diversidad funcional que pueden explicar cambios en los procesos biológicos que llevan a la productividad de biomasa, asimilación y almacenamiento de carbono. Esto se notó en la pradera de más reciente inducción y en las de edad subsecuente.

Dada la composición de la riqueza observada en *Ia*, la diversidad vegetal original en el sitio pudo haber presentado una fisonomía con influencia del matorral desértico. En *Ia* no se registraron las especies de *Acacia coulteri* ni *A. cochliacantha*, y *O. tesota* se registró únicamente en *Ia* (Figura 11 y Apéndice A). *A. cochliacantha* es una especie conspicua del matorral espinoso (Martínez – Yrizar et al., 2010) y *A. coulteri* se ha registrado como una de las más abundantes en matorral espinoso cercano al sitio de estudio presente (Tinoco et al., 2013). Por su parte, *O. tesota* es una de las especies de mayor altura y abundancia en el desierto arbosufrutescente de la parte central de Sonora, México, junto a *Parkinsonia microphylla* y *Prosopis velutina* (Martínez – Yrizar et al., 2010), que también se registraron en *Ia*, aunque en menor abundancia (Figura 11 y Apéndice A). Por otro lado, *Ia* y *M* presentaron especies que en el matorral espinoso son comunes, como *Guaiacum coulteri*, *Haematoxylum brasiletto* y *Jatropha cordata* (Martínez – Yrizar et al., 2010), pero en *Ia* fueron poco abundantes. Se ha reportado que un sitio natural dentro de la parte central de Sonora tuvo 6.99 Mg ha⁻¹ de *BVA*, alrededor del 50 % del *BVA* en matorral espinoso piedemonte en Sonora (Briones et al., 2018).

8.1.2.2. Dinámica hacia la pradera de 3 años (3a)

Al reducirse la cobertura de árboles y arbustos nativos por la inducción de praderas, ocurren cambios en el microclima, como el incremento de la temperatura y la evaporación de agua desde el suelo (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016). También se ha evidenciado en matorral desértico que el zacate buffel puede usar oportunamente el agua disponible en capas superficiales de suelo, reduciendo la disponibilidad en capas inferiores, de donde especies nativas y de raíces profundas aprovechan el recurso, como *O. tesota* (Celaya-Michel et al., 2015). Se ha reportado que praderas de 25 años inducidas en matorral desértico tuvieron una cobertura de zacate buffel de 55 %, 43% de suelo desnudo y 2 % de árboles y arbustos (Celaya-Michel et al., 2015). Los cambios del microclima y disponibilidad de agua causados por la transformación a pradera representan filtros ambientales que permiten la colonización de especies tolerantes a la disminución de la disponibilidad de agua, al incremento de temperatura y exposición a la radiación solar.

La reducción significativa de *CBVA* en *3a* seguramente se debió a una gran pérdida de especies arbustivas y arbóreas dominantes capaces de producir tanta biomasa como las especies del matorral sin transformar. La riqueza de esta pradera estuvo por debajo *M* y *1a* y superó al resto de sitios, pero tuvo el menor número de especies dominantes entre los sitios. Por lo anterior *E* en *3a* fue menor que el resto de los sitios. La mayor abundancia en *3a* se repartió entre cuatro especies de adquisición lenta de recursos, al menos comparadas con las encontradas en *M*.

Al momento de muestreo de la pradera *3a*, la productividad de biomasa y captura de carbono pudo haber estado restringida. En *3a* las especies no fueron tan altas como en *M*, lo que predispone que no tuvieron tanta capacidad de generar biomasa y almacenar carbono. También, una explicación plausible es que las especies arbustivas colonizaron recientemente y por ser juveniles no se registró la altura máxima que pudieran alcanzar (se extiende la explicación más adelante). Las propiedades foliares se relacionaron con un tiempo de vida largo, resistentes al estrés biótico y abiótico por elementos que confieren resistencia, menos propensión a la herbivoría y una tasa fotosintética baja. Entre especies hubo gran similitud de tales propiedades, dada la *FDvar* cercana a cero (para todos los atributos). Similarmente, la cantidad de *CBVA* varió poco entre parcelas en el sitio. Es posible que las especies que

podieron colonizar se caracterizaron por una mayor protección contra el estrés hídrico, por temperatura y lumínico y por herbivoría debido a la reducción del área y nitrógeno foliares. Tales propiedades fisiológicas pudieron haber promovido la colonización temprana en el sitio, pero a su vez fueron condiciones que predispusieron la ralentización de la recuperación de las reservas de *CBVA*.

Se ha evidenciado que la supervivencia de especies en el tiempo puede depender de propiedades conservativas. Prado-Junior et al., (2016) notaron esto en un estudio de la dinámica de biomasa durante 5 años en bosque tropical seco. Sus valores de *MPC* de *AFE* estuvieron dentro del rango de 110 a 160 cm² g⁻¹ y acorde a ellos las especies fueron conservadoras y la biomasa de plantas supervivientes se correlacionó significativa y negativamente con *MPC* de *AFE*. Atribuyeron principalmente que valores bajos de *AFE* confieren protección contra el estrés hídrico por medio de la reducción de la transpiración, además, hojas así producen células más pequeñas y con paredes gruesas, reduciendo la elasticidad de la célula y reduciendo el potencial hídrico, pudiendo continuar su funcionamiento durante la temporada seca.

El caso de *3a* podría estar relacionado con el solapamiento de nichos de las especies dominantes. Dada la divergencia funcional tan baja es posible que las especies en *3a* hayan tenido requerimientos similares de recursos. La correlación positiva de *CBVA* con *FDvar* de varios atributos da soporte a lo anterior, es decir, una baja divergencia se relacionó con una baja cantidad de *CBVA*. Cabe mencionar que *Croton sonorae* y *Calliandra* sp. en *3a* presentaron alturas menores que plantas de las mismas especies registradas en *M* y *12a* respectivamente. La otra arbustiva, *Abutilon incanum*, se presentó más alta en *3a* que en los otros sitios donde se registró. Esto puede ser evidencia de que *C. sonorae* y *Calliandra* sp. pudieron haber colonizado recientemente en *3a* y fueron juveniles al momento de muestrearlas y no alcanzaron una mayor altura, como se registró en otros sitios de mayor edad (*M* y *12a* respectivamente). En conjunción, cabe la posibilidad de que ambas tuvieron crecimiento restringido por competencia por los mismos recursos, dada la poca diferenciación interespecífica de los valores de atributos funcionales. Por su parte, *A. incanum*, se encontró creciendo en estratos de altura menores en la mayoría de los sitios, bajo

la sombra de árboles y arbustos, y al tener mayor disponibilidad de luz en *3a* pudo haber incrementado su altura.

Otra característica conspicua de *3a* fue la poca abundancia de árboles leguminosos. La riqueza de *3a* tuvo algunas especies que fueron importantes para el incremento de *CBVA* en otras praderas, pero no fueron dominantes, como *P. praecox* y *P. velutina*, *M. laxiflora* y *A. cochliacantha* (Apéndice A). Es posible que durante el desmonte en *3a* se eliminaron más individuos de esas especies que en otras praderas. Los árboles leguminosos y fijadores de nitrógeno (N) en el suelo pueden ser fuente importante de condiciones favorables para el desarrollo de otras especies de plantas en zonas áridas, formando islas de fertilidad en los matorrales desérticos de Sonora (Celaya-Michel et al., 2015). Las especies *P. velutina*, *A. cochliacantha*, *M. laxiflora* y *O. tesota* se han documentado como fijadoras de N en suelo (Castellanos et al., 2018). La última tiene potencial de proveer condiciones favorables para el desarrollo de especies e individuos en *1a* y consecuentemente incrementar las reservas de *CBVA* en el tiempo. La disponibilidad de nitrógeno en el suelo puede ser promovida por la alta abundancia de especies fijadoras de nitrógeno y a su vez puede promover la diversidad de especies en la cercanía (Xu et al., 2020). En *3a*, al haberse encontrado pocas especies con potencial de facilitar el establecimiento de especies de plantas, las condiciones estresantes pudieron haber sido más severas, llevando a la colonización de especies tolerantes, lo cual se reflejó en la reducción de *CBVA*.

8.1.2.3. Dinámica hacia la pradera con 8 años de manejo (8a)

El incremento de *CBVA* en las siguientes praderas pudo deberse a la provisión de condiciones favorables por parte de algunas especies. En *8a* la mayor cobertura la tuvo *B. aristidioides*, un pasto de pocos centímetros de altura. Seguramente la *MPC* de *A* en *8a* resultó por una gran influencia de esta especie y consecuentemente la *CBVA* disminuyó. Por otro lado, la divergencia de *A* incrementó respecto a *3a*, acercándose al límite superior del índice de *FDvar*, lo que fue causa de la presencia de especies de mayor altura. Las especies más altas fueron *A. cochliacantha*, *M. laxiflora* y *C. palmeri* (Apéndice C), además fueron las arbustivas de mayor abundancia en el sitio. Las dos primeras también se registraron en *M* como dominantes. Tales especies pudieron haber proveído condiciones favorables para la producción de biomasa. Específicamente en la parcela suroeste de *8a* se registraron las

especies mencionadas y con altas abundancias. Ahí resultó un valor crudo de *CBVA* (de la riqueza) de 4.02 Mg ha⁻¹, mientras que el resto tuvo valores entre 0.2 y 0.8 Mg ha⁻¹. Lo anterior se considera evidencia de que *A. cochliacantha* y *M. laxiflora* han impuesto las condiciones para la facilitación de la regeneración y crecimiento.

Cabe mencionar que *3a* y *8a* presentaron semejanzas en los valores de algunas variables, lo cual se reveló en el ACP con *MPC* (Tabla 8 y Figura 23). Algunas de esas similitudes ocurrieron con atributos que se correlacionaron positivamente con *CBVA*, como *MPC* de *CNF*, *MPC* de *A* y *MPC* de *AFE*, aunque la última no tuvo correlación tan fuerte con *CBVA* como las primeras dos. Así, *8a* fue representada principalmente por propiedades fisiológicas de adquisición relativamente lenta. Por otro lado, *FDvar* incrementó respecto a *3a* para algunos atributos, como *AFE* y *CNF*; *A* regresa a la divergencia alta observada en la mayoría de los sitios. Entonces, la divergencia funcional indicó la presencia especies capaces de captar y almacenar más carbono en conjunto con otras especies con menor capacidad. Los valores crudos (Apéndice C) de atributos funcionales indicaron que en *8a* *A. cochliacantha*, *M. laxiflora* y *C. palmeri* presentaron los valores más altos de *CNF*, que contrastaron con *B. diversispicula*, la más abundante, pero con el valor más bajo de *CNF* en *8a*. Así, las arbustivas más altas y fijadoras de N también pudieron haber proveído de N en suelo por medio de la descomposición de sus hojas caídas, promoviendo el crecimiento de más individuos en la cercanía.

La permanencia de especies con propiedades de nodrizas, como las fijadoras de nitrógeno y de gran altura, pudo haber sido importante para la recuperación de *CBVA* en el tiempo. Hasta el momento del muestreo de *8a* la cantidad de *CBVA* no se recuperó totalmente y el valor medio se asemejó a *3a*, aunque ocurrió una alta variabilidad espacial, lo que indicó que hubo condiciones favorables para la recuperación de *CBVA*.

En la sucesión de *3a* a *8a* pudo haber ocurrido el incremento de *CBVA* en áreas específicas debido a la acción de nodrizas. Las especies con el potencial de facilitar la regeneración y el crecimiento no pertenecieron al grupo de dominantes en *3a*, pero si de la riqueza, y dominaron pocas especies con características de adquisición lenta y con una capacidad relativamente baja de almacenamiento de carbono en biomasa, debido al tamaño de las plantas. La variabilidad espacial de *CBVA* en *3a* fue la menor de todos los sitios,

mientras que en *8a* incrementó (más cuando se consideró *CBVA* de la riqueza). Es posible que las pocas especies con propiedades de nodrizas sobrevivientes en *3a* ayudaron a la regeneración y crecimiento en la cercanía de esas plantas, dando como resultado el desarrollo de áreas semi-aisladas con reservas grandes de *CBVA*; además, y por la misma acción de regeneración y crecimiento, ciertas especies, como *A. cochliacantha*, pudieron detectarse como dominantes, como se notó en *8a*. Cabe mencionar que la variabilidad de *CBVA* considerando la riqueza fue mayor que la variabilidad considerando las especies dominantes en *8a*; la riqueza en la parcela de mayor *CBVA* contuvo a *P. velutina*, que fue poco abundante en el sitio, pero tuvo una capacidad grande de almacenar carbono en biomasa. Así, en la sucesión de *3a* a *8a* pudo haber ocurrido la regeneración de ciertas especies fijadoras gracias a la facilitación, permitiendo además incrementar la abundancia.

8.1.2.4. Características conspicuas en la pradera con 12 años de manejo (*12a*)

La pradera con 12 años de manejo mostró algunas semejanzas con el matorral sin transformar. Tal semejanza se reveló en el ACP con *MPC* (Tabla 8 y Figura 23). Algunas medias ponderadas de los atributos correlacionados fuerte y positivamente con *CBVA* incrementaron en *12a* respecto a las praderas precedentes (*MPC* de *A*, de *CNF* y de *DET*). La equitatividad fue similar a *M*. Otra propiedad conspicua en *12a* fue que presentó la menor abundancia de zacate buffel entre las praderas y fue superado por árboles y arbustos de mayor altura. El sitio se representó mayormente por especies del matorral espinoso sin transformar y por lo tanto los valores de atributos funcionales de esas especies tuvieron mayor influencia en las medias ponderadas. La diversidad funcional en *12a* se relacionó con algunas propiedades de adquisición rápida de recursos. La gran abundancia de árboles y arbustos con capacidad de crecer a mayor altura y con hojas con alto contenido de nitrógeno fueron importantes para la recuperación de *CBVA* en el tiempo de manejo del sitio.

Algunas propiedades conservadoras también se encontraron en *12a*. *MPC* de *DET* fue relativamente alto, así como en la mayoría de los sitios. Valores altos del atributo pudieron haber promovido la supervivencia y crecimiento de las especies remanentes post-desmante, así como se notó en especies supervivientes en el estudio de Prado-Junior et al., (2016) referido previamente. La *MPC* de *AFE*, aunque correlacionada débilmente con *CBVA*, fue ligeramente menor que en las praderas previas. La reducción de *AFE* pudo haber conferido

protección contra el posible estrés impuesto por el desmonte, como el incremento de temperatura (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016) y la reducción de disponibilidad de agua a causa del uso del recurso por el zacate buffel (Celaya-Michel et al., 2015). Evidencia de lo anterior se encontró en la variación intraespecífica de *AFE* en *A. cochliacantha*, pues en *M* tuvo un valor de $134.2 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ y en *I2a* de $98.8 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$; (Apéndice C). Una generalidad observada fue que el valor de *AFE* de *A. cochliacantha* en las praderas fue menor que el encontrado en *M* para la misma especie. Lo anterior da sustento a que la especie pudo haberse protegido contra el estrés impuesto por la transformación a pradera.

La expansión del dosel en la pradera a causa del desarrollo de plantas de mayor altura, junto al cierre del dosel entre plantas pudo haber suprimido el crecimiento del zacate buffel por medio del incremento de sombra, pues los pastos C4 requieren de alta intensidad de luz para su óptimo desarrollo (Taiz y Zeiger, 2002) y el zacate buffel se ha documentado con fotosíntesis C4 (Celaya-Michel et al., 2015). Aunado a lo anterior, la similitud de composición entre *M* y *I2a* fue la mayor de todas las comparaciones por pares de sitios. Tales evidencias pueden estar indicando un efecto de mosaico, en donde *I2a* fue beneficiada por el mosaico de un área de matorral espinoso sin transformar localizado en la cercanía (Imagen 3). El área de la pradera representaría una parte del límite del mosaico donde se han dado condiciones para la regeneración del matorral, por lo tanto, la diversidad de especies y la reserva de *CBVA* pudo incrementar durante el tiempo de manejo.

El proceso de reemplazo de huecos entre mosaicos se relaciona con la disponibilidad de recursos (Shugart, 2013). Al morir un árbol que era dominante la disponibilidad de recursos, como agua, luz y nutrientes, incrementan, al mismo tiempo se abre un espacio físico disponible para la colonización de renuevos. Esa etapa se puede caracterizar por la disminución de la cantidad de biomasa en el área. Con el tiempo, un individuo de árbol superará al resto de las especies en altura y dominará el uso de recursos, por lo que la biomasa se recuperará hacia niveles similares al previo de la muerte del árbol (Shugart, 2013). En el caso de *I2a* la cercanía con el matorral espinoso en conjunto con un desmonte parcial en el que se permitió la permanencia de individuos adultos de especies facilitadoras de N pudieron haber sido factores que promovieron la regeneración de especies del matorral y de *CBVA* por

medio de la provisión de semillas, microclima adecuado y disponibilidad de nutrientes en el suelo.

La resiliencia de un ecosistema se logra con la capacidad que tiene la diversidad de especies de mantener las funciones normales (previas al disturbio). La “diversidad de respuesta” es el conjunto de propiedades funcionales impuestas por la biodiversidad remanente posterior a la perturbación antropogénica de un ecosistema (Elmqvist et al., 2003). Si la diversidad de respuesta se formara con especies capaces de proveer funciones similares a las de la biodiversidad encontrada previa al disturbio entonces el ecosistema tendrá la capacidad de mantener funciones normales (Elmqvist et al., 2003). La diversidad de respuesta de las plantas en *I2a* indicó que durante el tiempo de manejo de la pradera se ha desarrollado una diversidad de especies con funciones similares a las de *M*, lo cual se reveló con la similitud de *MPC* de *A*, *MPC* de *CNF* y *MPC* de *DET* y *CBVA* entre ambos sitios. Otras características conspicuas de *I2a* fueron la cercanía geográfica a *M*, la alta abundancia de especies fijadoras de nitrógeno (de varios metros de altura) y la menor cobertura del zacate buffel entre las praderas. Tales condiciones del sitio, junto a la diversidad de especies y la diversidad funcional encontradas, pudieron ser importantes para la recuperación de *CBVA* durante el tiempo de manejo, a pesar de que la composición de especies en *I2a* fue en su mayor parte diferente a la de *M*.

8.1.2.5. Dinámica hacia la pradera con 18 años de manejo (*I8a*)

En promedio *I8a* tuvo aproximadamente el 50 % de la cantidad de *CBVA* en *M* y no hubo diferencia significativa entre ambos sitios. El valor medio en *I8a* fue semejante al de *Ia* pero el rango de valores fue ligeramente más amplio. En *I8a* el zacate buffel tuvo una de las mayores coberturas, junto a *B. barbata*. De nuevo se detectó una alta carga de pastos. Por otro lado *P. velutina* resultó dominante y en *M* no lo fue, aunque sí fue registrada en la riqueza. Esta fue la especie arbórea con mayor cobertura y altura en *I8a* (Apéndice C). Por su parte, *A. cochliacantha* y *M. laxiflora*, tuvieron menor cobertura en *I8a* comparado con *M*.

La alta variabilidad espacial de *CBVA* en cada pradera se debió a las diferencias entre parcelas, similar a como se notó en *8a*. El valor máximo de *CBVA* en *I8a* resultó en la parcela norte con 5.59 Mg ha^{-1} (similar a la media de *M*; Apéndice D). El valor mínimo ocurrió en la

parcela centro, con 0.840 Mg de *CBVA* ha⁻¹. Las reservas grandes de *CBVA* se debieron a la presencia de especies de mayor altura y cobertura, como *P. velutina*. Se infiere que los árboles de *P. velutina* permanecieron después del desmonte por funcionar como sombra para el ganado. En las visitas al rancho se observaron varias vacas tomando sombra bajo el dosel de estos árboles.

Algunas características funcionales dominantes en la comunidad en *18a* indicaron la tendencia hacia la adquisición rápida de recursos. Algunas funciones adquisitivas en *18a* fueron impuestas principalmente por el zacate buffel y especies arbustivas de menor altura con alta *AFE*. En *18a* *C. ciliaris* tuvo *AFE* de 291.9 cm² g⁻¹, mientras que *P. velutina* de 73.2 cm² g⁻¹; *A. cochliacantha* tuvo un valor similar (Apéndice C). Así, la alta abundancia y valor de *AFE* del zacate buffel incrementó la *MPC* del atributo en el sitio respecto al resto de las praderas, dando a entender que la función adquisitiva fue la mejor representada en el sitio. Aunque debe aclararse que *AFE* tuvo una correlación positiva débil con *CBVA* y el valor grande lo presentó una especie con baja capacidad de almacenar *CBVA* (zacate buffel). Otros atributos tuvieron una correlación más fuerte con *CBVA*.

Las tres especies más altas presentaron valores bajos de *AFE* pero *CNF* y *DET* altos comparadas con el resto de las especies en *18a* (Apéndice C). Así las especies que contribuyeron con mayor *CBVA* en el sitio tuvieron la propiedad de adquirir recursos a una tasa relativamente alta en comparación con el resto de las especies del sitio y acorde a *CNF*. También tuvieron las ventajas en el desarrollo y supervivencia proveídas por una alta *DET*. En términos generales, tales especies tuvieron propiedades que se asemejaron a un extremo menos adquisitivo del espectro de forma y función (Díaz et al., 2016), según los valores de *AFE* y *CNF* comparados con los rangos utilizados en el espectro.

Algunos de los contrastes de estrategias expuestos previamente se evidenciaron con la divergencia funcional. Eso se notó sobre todo para *A* y *AFE*, cuyos valores de *FDvar* resultaron relativamente altos y *FDvar* de *AFE* fue el mayor en comparación con el resto de los sitios. A pesar de eso, *FDvar* de *AFE* se correlacionó débilmente con *CBVA*, mientras que hubo mayor correlación de *CBVA* con *FDvar* de *A*, *FDvar* de *DET*, *FDvar* de *CMSF* y *FDvar* de *CPF*; en *18a* se encontraron valores intermedios de esas variables respecto al resto de los sitios, lo que coincide con el valor intermedio de *CBVA*.

En *I8a* se encontraron propiedades de adquisición rápida y lenta de recursos. Es posible que las especies con mayor altura y cobertura (árboles y arbustos) fueron representativas de un estado avanzado de sucesión, ya que parece que permanecieron después del desmonte y la sucesión tardía coincide con especies con características conservadoras, como leñosas de crecimiento lento (Lambers et al., 2008). Esas especies se encontraron dentro de áreas dominadas por el zacate buffel y otro pasto, que presentaron algunas propiedades de adquisición rápida de recursos, influyeron más en el valor de *MPC* de todos los atributos y fueron representantes de un estado de sucesión temprano. Se ha notado que, en tierras de cultivo abandonadas bajo clima mediterráneo, el estado de sucesión temprana se caracterizó por especies de crecimiento rápido (alta *AFE* y *CNF*) y en la sucesión avanzada la riqueza cambió a especies de crecimiento lento (Garnier et al., 2004). Así, se notó un contraste de estrategias de adquisición de recursos.

Las especies con mayor tiempo creciendo en la pradera fueron menos adquisitivas y representaron la mayor parte de *CBVA* y además pudieron haber proveído condiciones para la regeneración gracias a la fijación de nitrógeno y una cobertura amplia capaz de proveer sombra y temperaturas menos extremas. Se sugiere que en *I8a* pudo haber ocurrido un efecto de facilitación ya que en una de las parcelas ocurrió un máximo de *CBVA* y esta se caracterizó por una amplia cobertura de las fijadoras de nitrógeno *A. cochliacantha*, *P. velutina* y *M. laxiflora*.

8.1.2.6. Generalidades de la dinámica de la diversidad funcional, *CBVA* y mecanismos a través de la secuencia de edades de manejo

El desmonte causó la pérdida *CBVA* y esa reserva no se recuperó completamente en el periodo de tiempo de manejo de praderas estudiado. En secuencias de tiempo más largas en otros ecosistemas áridos, como el MET, tampoco se detectó la recuperación completa en praderas abandonadas (Yerenna-Yamallel et al., 2014). La sucesión ocurre en periodos de varias décadas (Shulze et al., 2019), y el rango de tiempo de manejo en el presente trabajo posiblemente fue restringido como para haber notado un estado de sucesión tardía generalizado en la mayor parte del área de la pradera de mayor edad.

La sucesión pudo haberse restringido por la acción de las vacas. En ecosistemas áridos se ha notado que la gran masa corporal de las vacas ocasiona la compactación del suelo,

reduciendo la porosidad y la conductividad hidráulica, produciendo daños a las plantas; también se registró el incremento de la rigidez de la superficie del suelo (Eldridge et al., 2017). El daño al suelo por el pisoteo restringe el establecimiento de plantas, incluso del zacate buffel, por eso la práctica de resiembra del pasto es común a los 20 años de manejo de la pradera según señaló nuestro contacto en el rancho. El efecto del pisoteo en las praderas estudiadas pudo haber sido más fuerte en las parcelas con gran abundancia de zacate buffel, pues habría más tráfico de vacas, mientras que el efecto pudo haber sido menos fuerte en las parcelas con gran cantidad de *CBVA*, como las de *8a* y *18a*.

A pesar del disturbio constante en las praderas estudiadas, la regeneración de especies ocurrió. La composición de especies dominantes fue en su mayoría diferente entre *M* y las praderas de mayor edad (*12a* y *18a*). Además, el número de especies dominantes en esas praderas fue menor que el de *M*. A pesar de esas diferencias, la equitatividad en las praderas de mayor edad incrementó respecto a las de menor edad y se acercó más al valor encontrado en *M*. Por eso pudo haber ocurrido la sucesión posterior al desmonte y las especies que permanecieron después de tal disturbio pudieron haber tenido un papel importante en la regeneración.

En el presente trabajo la diversidad de especies y la diversidad funcional resultantes en las praderas fueron importantes para explicar la dinámica de *CBVA* a través de la secuencia de tiempo de manejo. Otras condiciones más específicas al sitio, como la cercanía al matorral sin transformar, como *12a*, o la eliminación de una gran cantidad de arbóreas con potencial de facilitación, como en *3a*, también fueron factores que pudieron influir en la dinámica de cambio de *CBVA*.

La permanencia de árboles y arbustos de gran altura y nativos de los matorrales puede aliviar el daño hecho por la transformación a praderas de zacate buffel. Los arbustos nativos de gran altura pueden ser nodrizas y tienen un papel significativo en la transferencia de nitrógeno a especies establecidas cercanamente, sobre todo a especies filogenéticamente distantes (Montesinos-Navarro et al., 2017). Hinojo-Hinojo et al. (2019) atribuyeron un incremento inusual de productividad neta del ecosistema (PNE) en praderas de zacate buffel a la permanencia de árboles nativos del matorral desértico, de los géneros *Prosopis* y *Olneya*,

porque pueden mantener hojas la mayor parte del año y tienen raíces capaces de aprovechar agua a profundidades que las raíces del zacate buffel no pueden alcanzar.

La diversidad funcional de las especies con mayor importancia para la recuperación de *CBVA* fue enmascarada por las propiedades de los pastos. Las praderas *1a*, *3a*, *8a* y *18a* tuvieron coberturas relativas de pastos (zacate buffel excepto en *8a*) de aproximadamente 70 %. La *MPC* de todos los atributos tuvo una gran influencia de los valores de atributos presentados por esos pastos. El índice que ayudó a revelar la influencia de los valores de especies menos abundantes fue *FDvar*. El incremento de divergencia funcional de varios atributos se correlacionó fuertemente con el incremento de *CBVA* a través de todos los sitios. Usando como referencia la sucesión de *3a* a *8a*, se notó que *3a* tuvo la menor divergencia funcional de todos los atributos, en cambio, en *8a* ocurrió un incremento generalizado de la divergencia. Por ejemplo, el incremento de *FDvar* de *A* en la secuencia de *3a* a *8a* fue evidencia de que en *8a* se encontraron especies dominantes de mayor altura que las encontradas en *3a* a pesar de que ambas tuvieron *MPC* de *A* similares. Así, en praderas con alta carga de pastos, una *FDvar* relativamente grande fue evidencia de la presencia de especies con funciones diferentes a los pastos, específicamente de especies capaces de almacenar más carbono en biomasa que los pastos. Un incremento de *MPC* de alguno de los atributos importantes para incrementar *CBVA* indicó que la comunidad vegetal tuvo especies dominantes capaces de generar y almacenar más carbono en biomasa, tales sitios fueron *M* y *12a*.

Uno de los atributos menos variables entre sitios y entre especies fue el contenido de masa seca foliar (*CMSF*). Se espera que haya una relación de este atributo con *AFE*, ya que *AFE* se calcula incluyendo la masa seca de la hoja. Si *CMSF* es menos constante y hay más variación de *AFE*, puede significar que hay más cambios relacionados con el área foliar. Es decir, puede haber una tendencia de las especies a mantener una masa foliar más o menos constante, pero expandir o contraer el área foliar según las condiciones de cada sitio. Los cambios de área pueden deberse al estrés por luz, agua y temperatura. En *M* se encontró una variedad más grande de especies con coberturas más equitativas, por lo que algunas plantas expandirían sus hojas para mejorar la captación de luz sobre otras.

En las praderas de menor edad (*1a*, *3a* y *8a*) ocurrió la reducción de *MPC* de *AFE* respecto a *M* y *18a*, lo que pudo haber sido causado por condiciones estresantes que pueden encontrarse en una pradera. Previamente se mencionó que las *MPC* tuvieron mayor influencia por los pastos en la mayoría de las praderas. Entonces, el zacate buffel (y otros pastos) tuvo menor *AFE* en praderas jóvenes respecto a *18a*, que también tuvo una alta abundancia de zacate buffel, pero con mayor *AFE*. Se propone que la reducción de *AFE* del zacate buffel en praderas jóvenes ocurrió como estrategia para la tolerancia hacia condiciones estresantes, como la elevada evaporación del agua desde el suelo y elevadas temperaturas superficiales por la reducción de la cobertura de árboles y arbustos. En *18a*, posiblemente *AFE* incrementó debido a la aclimatación de la especie a las condiciones de la pradera, también pudo haberse beneficiado del potencial incremento y acumulación de nutrientes proveídos por las heces de las vacas durante los 18 años con manejo.

Las especies de mayor altura en las praderas tuvieron *AFE* menor que el zacate buffel y otros pastos. Esto indica que esas especies tuvieron una tendencia a una mayor conservación de recursos o al crecimiento más lento comparado con especies de mayor *AFE*, como el zacate buffel y otros pastos de gran abundancia en las praderas. Se puede considerar que el zacate buffel, a pesar de haber reducido su *AFE* en praderas de menor edad, tuvo la propiedad de crecer relativamente más rápido que las especies de mayor altura.

A parte de los cambios de *AFE* entre praderas, también fue evidente la variación de *A* y *CNF*, cuyos valores de *MPC* se correlacionaron fuertemente con *CBVA* y *AFE* no tanto. La reducción de *MPC* de *A* y de *CNF* en las praderas de menor edad también se atribuyó a la gran influencia del zacate buffel y otros pastos. La reducción generalizada de *MPC* de *CNF* en praderas menor edad pudo deberse a la reducción de abundancia de especies fijadoras de nitrógeno, específicamente de *A. cochliacantha* y los valores relativamente bajos de *CNF* en pastos. Los cambios de alturas indicaron la capacidad relativa de las especies de producir biomasa y almacenar carbono. Así, en las praderas de menor edad el zacate buffel impuso una diversidad funcional relacionada con una capacidad baja de almacenar *CBVA*.

Otro de los atributos más constantes entre especies y entre sitios fue el contenido de fósforo foliar (*CPF*). En *18a* se notó un ligero incremento de *MPC* de *CPF* respecto al resto de los sitios, aunado a una *FDvar* cercana al mínimo. En regiones tropicales, como el bosque

tropical seco, la productividad está limitada por el fósforo en suelo porque los suelos están altamente intemperizados debido al clima cálido y húmedo (Prado-Junior et al., 2016). En regiones áridas con pastoreo se ha registrado un efecto positivo del ganado vacuno en el fósforo del suelo, atribuido a que las heces fecales de las vacas representan una fuente importante de fósforo (Eldridge et al., 2017). Las praderas estudiadas pudieron haberse beneficiado por esa fuente del nutriente, y *18a*, al haber pasado más tiempo con vacas pudo haber tenido acumulación y mayor disponibilidad y así las especies pudieron haber aprovechado más nutriente, resultando en valores elevados en todas las especies.

Las funciones en un ecosistema dependen de varios factores que se relacionan entre sí. Se ha evidenciado que tan sólo la diversidad funcional no explica la totalidad de la variabilidad de funciones del ecosistema (van der Plas et al., 2020). El clima, por su parte, tiene un fuerte efecto sobre la relación entre biodiversidad y funciones ecosistémicas, específicamente la productividad primaria neta (Madrigal-González et al., 2020). El número de especies de plantas tiene un mayor control sobre la productividad en los ecosistemas más productivos, es decir, a mayor riqueza habrá mayor productividad. Por otro lado, en ecosistemas menos productivos se ha evidenciado que el número de individuos (independiente de la riqueza) tiene mayor influencia. Esto se ha observado en diferentes latitudes en el mundo, indicando la contribución de las condiciones abióticas en la relación entre la diversidad funcional y funciones ecosistémicas (Madrigal-González et al., 2020). Los procesos relacionados con la tasa de producción y descomposición y con el flujo y reservas de materia siguen un gradiente moldeado por la respuesta de las especies hacia las condiciones climáticas (Gounand et al., 2020). Sería erróneo atribuir las funciones dentro de un ecosistema solamente a los organismos presentes porque también estos responden a los estímulos y al estrés impuestos por el clima.

8.2. Efecto del cambio de uso de suelo en la reserva de carbono en suelo (CS) y su relación con el carbono en mantillo (CM) y la diversidad funcional

Generalmente el cambio de uso de suelo no causó pérdidas grandes del CS y CM. En sistemas similares a los del presente trabajo se encontraron resultados parecidos al presente. Morales-Romero et al. (2015) estudiaron una secuencia de praderas de 1 a 44 años de manejo, entre

ellas se incluyeron algunas del Rancho El Diamante. Hicieron la descripción y comparación de algunas características físicas y químicas de suelos, comparando entre pradera y sitios de matorral espinoso natural adyacentes. No encontraron diferencias estadísticamente significativas de carbono orgánico en suelo (*COS*) entre matorral y pradera y tampoco detectaron efecto de la edad. Ellos encontraron en matorral espinoso un promedio de 9.2 mg de carbono orgánico por g de suelo (mg C g^{-1}) en la capa de 10 a 20 cm de profundidad del suelo y durante la temporada lluviosa. Bajo las mismas condiciones temporales y de profundidad, pero en praderas de zacate buffel, encontraron una reserva de 7 mg C g^{-1} . En el presente trabajo se encontró en *M* un valor de *COS* menor que el citado (al multiplicar por diez el valor de *COS* de la Tabla 5 se obtiene la unidad de medida mg C g^{-1}). Por otro lado, en las praderas estudiadas en el presente se encontraron valores mayores que el citado.

Los efectos del cambio de uso de suelo pueden variar entre tipos de transformación. Deng et al. (2016) exponen efectos positivos y negativos de diferentes tipos de cambio de uso de suelo en distintas partes del mundo. Un promedio general de todos los trabajos considerados por Deng et al. (2016) demostró pérdidas significativas en el orden aproximado de 2.52 Mg ha^{-1} . Aunque en detalle algunos tipos de conversión incrementaron o disminuyeron la cantidad de esa reserva. La transformación de bosque a pradera (para pastoreo) aumentó las reservas en 11.53 Mg ha^{-1} . Se encontró que sitios con edades de >30 años después de la conversión tuvieron un incremento significativo del carbono en suelo. Incluso el paso de uno a otro tipo de terreno bajo manejo incrementó las reservas, como de cultivos a pradera, con 6.16 Mg ha^{-1} . La transformación de pradera a cultivo disminuyó la cantidad (12.45 Mg ha^{-1}). El paso de pradera a bosque no cambió significativamente las reservas. En el presente trabajo se encontró un resultado similar, pues las praderas presentaron un porcentaje de *COS* promedio mayor que *M* (Tabla 5). Con esta información se nota que la transformación a pastizal puede generar ganancias de carbono en el suelo.

Ya se ha demostrado que la invasión de pastos exóticos puede incrementar las reservas de carbono en suelo en ecosistemas áridos. Un mecanismo principal fue la adición de mayor biomasa de hojarasca de esos pastos (Wolkovich et al., 2010). El incremento de la proporción de carbono : nitrógeno (C:N) en mantillo fue principalmente causado por la adición de hojarasca de pastos exóticos, mientras que un arbusto nativo tuvo una proporción

menor. Eso pudo haber promovido la proporción de hongos del suelo, que respiran menos por unidad de biomasa que las bacterias y a eso le atribuyeron la reducción de respiración microbiana del suelo, permitiendo conservar la reserva de carbono en sitios invadidos por el pasto exótico. Incluso se registró una producción de biomasa aérea y subterránea mayor en sitios invadidos que en no invadidos. Gracias a la alta proporción de C:N se redujo la descomposición de mantillo de pastos, permitiendo además una capa más gruesa de mantillo sobre el suelo que pudo haber protegido de la fotodegradación a la materia vegetal en capas inferiores del mantillo. Lo anterior además crearía mejores condiciones para el desarrollo de las plantas, como protección hacia las altas temperaturas y el incremento de la humedad del suelo por reducción de la evaporación (Wolkovich et al., 2010). Así, sistemas invadidos por pastos exóticos tienen el potencial de incrementar reservas de carbono en diferentes compartimentos del ecosistema y el mantillo de pastos puede tener propiedades que lo promueven.

La adición de mantillo puede incrementar la respiración del suelo por medio de “priming”. El “priming” es la descomposición incrementada de la materia orgánica del suelo causada por la adición de materia que se descompone fácilmente, estimulando la respiración microbiana y liberando más CO₂ a la atmósfera que lo normal. Esto se ha observado en ecosistemas tropicales, que presentan algunos de los reservorios y fuentes de carbono más importantes a nivel global (Sayer et al., 2011). El papel del mantillo entonces puede tener un papel que promueve el incremento de la reserva de CS, pero también puede influir en incrementar la salida de carbono por medio de la respiración microbiana y respiración de las raíces.

8.2.1. Máximos de CS y COS y su relación con la diversidad funcional

En el presente trabajo se encontraron algunas variables que se relacionaron con el carbono en suelo. Se encontraron correlaciones positivas entre CS, COS, MPC de CNF, MPC de CPF y MPC de AFE (Tabla 8). En 18a se encontraron los máximos de MPC de AFE y de CPF y de COS y CS. El desarrollo de hojas con alto contenido nutricional y simultáneamente con menos inversión a resistencia mecánica facilitaría su descomposición al formar parte del mantillo, acelerando su incorporación como materia orgánica del suelo y potencialmente incrementaría la reserva de carbono. Las propiedades nutricionales del mantillo contribuyen

a la reserva de carbono en suelo; se ha encontrado que una alta proporción C:N del mantillo reduce el carbono en suelo por el bajo contenido nutricional y su dificultad para descomponerse (Wolkovich et al., 2010). Tales resultados indican que *CS* y *COS* pudieron incrementar en la pradera de mayor edad a causa de propiedades adquisitivas foliares. Esto cobra sentido en *I8a*, dada la gran influencia del zacate buffel. *CPF* fue un atributo con una divergencia muy baja en todos los sitios, así, en *I8a* incrementó *CPF* en todas las especies de la comunidad. Entonces es muy probable que en esta pradera la mayor parte del mantillo se haya compuesto por hojas de fácil descomposición y nutritivas; el zacate buffel, al haber sido la especie más abundante con tales propiedades pudo haber sido el principal influyente en esa alza de *CS* y *COS*.

La pradera *Ia* resultó con propiedades de crecimiento relativamente lento, lo que pudo haber influido en una baja reserva de *CS*. La pradera tuvo el mínimo de *CS* promedio, simultáneamente se encontró la media mínima de *CM*; así, existieron pocas reservas de materia orgánica sobre el suelo para ser descompuesta. Además, el mantillo estuvo compuesto por materia de hojas con propiedades que dificultan su descomposición (alta inversión en resistencia mecánica y bajo contenido nutricional), lo que pudo ralentizar la incorporación de carbono en suelo. Además, las funciones foliares conservativas pueden promover que las hojas permanezcan por más tiempo en la planta, lo que reduciría la cantidad de hojas que cae sobre el suelo. Tales propiedades funcionales explican la reserva mínima de *CS* en la pradera.

8.2.2. El efecto de las condiciones abióticas en *CS* y *COS*

El matorral tuvo un porcentaje de *COS* menor al de las praderas (Tabla 5), lo que pudo ser efecto de la respiración microbiana debido a condiciones favorables. En otros trabajos se ha propuesto que el incremento de riqueza de plantas provoca el incremento de carbono en suelo mediante el incremento de la actividad microbiana y la adición de fuentes de carbono, como raíces de plantas y sus exudados (Lange et al., 2015). La actividad microbiana se encargaría de descomponer esa materia en compuestos más simples, pero eso implicaría la mineralización, respiración y salida de carbono hacia la atmósfera. Por otro lado, las condiciones climáticas favorables ayudan a incrementar la riqueza de especies de plantas y su biomasa subterránea y ambos factores ayudan a incrementar la reserva de carbono en suelo

(Chen et al., 2018). Seguramente con mejores condiciones climáticas la actividad de microorganismos asociados a las raíces de las plantas incrementa, ayudando a la captación de nutrientes y al crecimiento de diferentes órganos de la planta, permitiendo mayor ingreso de biomasa y carbono en el suelo. Una vegetación más densa en comunidades muy diversas reduce la evaporación del agua del suelo, lo que promueve más actividad microbiana (Lange et al., 2015). Ya se ha demostrado que durante los meses fríos praderas de zacate buffel pueden ser hasta 7° C más calientes que el matorral espinoso adyacente y la pradera retiene menos agua en suelo, sobre todo en los meses más calientes (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2016). Así, en *M*, al ser el sitio con mayor diversidad y cobertura de plantas, la evaporación del suelo pudo haber sido menor, también, la temperatura en suelo pudo haber sido menos extrema, promoviéndose así una mayor actividad microbiana en el suelo, incrementando además la respiración y consecuentemente reduciendo el porcentaje de *CO₂* respecto a las praderas.

La dominancia de herbáceas de crecimiento rápido podrían ser la razón por la que las praderas pudieron incrementar su reserva de carbono en suelo, como lo observado en *I8a* y otros estudios (Deng et al., 2016). Las características de alta *AFE* y producción alta de hojas en herbáceas pioneras (Lambers et al., 2008) son propiedades que aceleran la descomposición de la materia cuando cae al suelo. La materia orgánica proveída por las raíces de las herbáceas en las praderas pudo haberse sumado a la que ha permanecido de las nativas que fueron desmontadas; a esto se le suma la materia orgánica añadida por las heces fecales del ganado. Se debe añadir que *I8a* fue la pradera que tuvo mayor tiempo para que toda esa materia orgánica fuera acumulada e incorporada en el suelo desde que se empezó a manejar como pradera hasta el momento en que se tomaron las muestras. Aunque si ocurrió la acumulación de carbono en suelo en esos años la ralentización de la mineralización y respiración del carbono pudo deberse a condiciones menos favorables para la actividad microbiana debido a la reducción de cobertura de leñosas con doseles amplios capaces de incrementar la sombra y reducir la evaporación desde el suelo.

La reserva de *CS* pudo haber tenido influencia de las características del suelo, como la densidad y fracción de elementos gruesos. Las diferencias de estas características entre parcelas por sitio pudieron causar una alta variabilidad de *CS* en algunos sitios. En *8a* se

presentó la mayor desviación de *CS* y la de *COS* no fue tan grande (generalmente *COS* tuvo menor variabilidad que *CS*). Esto pudo ser producto de condiciones específicas al punto donde se tomaron las muestras, las cuales variaron mucho entre distancias relativamente cortas. El uso de maquinaria para mover masas de suelo durante el desmonte provocaría la acumulación de elementos grandes en puntos específicos. Eso pudo haber ocurrido porque en dos parcelas de *8a* la proporción de elementos gruesos del suelo (> 2 mm de diámetro) fue alrededor del 50 % (Apéndice D). En *M* ese valor fue alrededor del 15 % en la mayoría de las parcelas; *18a* tuvo porcentajes similares a *M*. Al existir pocos elementos gruesos hay una mayor proporción de suelo que puede contener *COS*, entonces *CS* puede incrementar, sobre todo si *COS* es alto, tal como se notó en *18a*. En *M*, aunque hubo pocos elementos gruesos, su baja *COS* no reflejó una mayor *CS*. La baja *COS* en *M* comparada con *18a* pudo deberse a condiciones ambientales expuestas en los párrafos anteriores.

El matorral tuvo una media de *COS* menor que las praderas, en cambio la reserva de *CS* fue similar entre *M*, *3a*, *8a* y *12a* y en todos los casos *18a* resultó con una media mayor (Tabla 5 y Figura 18). La similitud de *CS* entre la mayoría de los sitios pudo deberse a un equilibrio entre las características del suelo y *COS*. Es decir, *M* tuvo pocos elementos gruesos (rocas) y baja *COS*, en cambio las praderas tuvieron mayor *COS* pero más elementos gruesos que no permitieron incrementar *CS* porque en esa fracción no se considera que tenga reservas de carbono orgánico significativas (Osman, 2013). Así, el movimiento de masas de suelo por el desmonte pudo haber ocasionado la acumulación de elementos gruesos en las capas superficiales del suelo en puntos específicos, lo que puede incrementar la variabilidad de la reserva de *CS* en el sitio. A pesar de eso *COS* puede incrementar en las praderas y con menos elementos gruesos la reserva de *CS* puede incrementar y ser más constante en el área.

8.2.3. El papel de *CM* en *CS*

Se notó que a medida que incrementaba *CM*, *CS* disminuía (Figura 19), lo que pudo ser efecto de un exceso de materia orgánica que no pudo ser descompuesta. La relación positiva observada por parcelas indicó que en las áreas correspondientes ocurren condiciones ideales para descomponer el mantillo e incorporar la materia orgánica en el suelo. La relación negativa indicó la acumulación de un exceso de mantillo con un efecto en *CS*. Es posible que

las condiciones ambientales no permitieron la descomposición de toda la materia orgánica que pudo haberse integrado al suelo. La acumulación mantillo puede proteger al suelo de la radiación solar, disminuyendo la evaporación y temperatura, creando condiciones que pueden incrementar la actividad microbiana y consecuentemente la respiración del suelo. Por lo anterior es posible que haya ocurrido la reducción de *CS* con alto *CM*. *3a* tuvo el punto de mayor *CM* acompañado por una reducción de *CS* y anterior a este ocurren dos puntos de *M* (Figura 19). Así que el efecto del exceso de mantillo pudo ocurrir tanto en praderas como en el matorral espinoso.

8.2.4. Cambios de *CM* entre sitios y su relación con la *DF*

Las propiedades conservativas de la vegetación pudieron disminuir la reserva de *CM*. El ACP de *MPC* reveló la correlación negativa entre *CM* y *CMSF* (Tabla 8). Las plantas con alto *CMSF* desarrollan hojas de crecimiento lento que permanecen en la planta por más tiempo, ralentizando la caída de hojarasca y su acumulación sobre el suelo. Esto pudo ocurrir en *8a* y *12a* ya que mostraron los valores mayores de *MPC* de *CMSF*.

Las reservas de *CM* pudieron incrementar con una baja divergencia funcional. Se encontró la correlación negativa entre *CM* y *FDvar* de *CNF* (Tabla 9 y Figura 24). Esto indica que si en la comunidad existió más variación del valor de *CNF*, entonces *CM* pudo disminuir. Por ejemplo, *8a* tuvo la *FDvar* de *CNF* más alta y la media de *CM* fue la segunda menor. Una variedad más alta de *CNF* puede relacionarse con un mejor aprovechamiento y descomposición de esa materia orgánica por parte de los microorganismos del suelo. Se ha encontrado que los ecosistemas áridos incrementan la riqueza de microorganismos respecto a su biomasa (Bastida et al., 2021). Es posible que una mayor riqueza de microorganismos descomponedores pueda aprovechar mejor la variación de diferentes concentraciones de nutrientes en las hojas. Aunque se debe tener en cuenta que *8a* tuvo una diversidad funcional predominantemente conservativa, así que la mayoría de las especies pudieron haber retenido hojas por más tiempo y también pudo ser causa de una menor acumulación de mantillo.

La materia orgánica muerta residual, generada por el desmonte, pudo haber influido en los resultados. En *3a* fue más común encontrar montículos de esa materia y por lo mismo

fue difícil establecer las parcelas sin incluirlos. Considero que en el muestreo manual de mantillo en *3a* accidentalmente se recolectaron restos vegetales generados por el desmonte y no la caída natural de hojarasca, ocasionando un dato sesgado para el sitio. Posiblemente por eso la media de *CM* resultó mayor que cualquier pradera, e incluso *M* (Figura 17). También, la proporción de *CM* en el *CTS* en *3a* resultó mayor que la proporción de *CBVA* en el sitio (Figura 21), lo que considero inusual, sobre todo por que en ningún sitio se repite ese resultado y *3a* tuvo baja diversidad de plantas (la mayoría consistió en arbustos de baja estatura).

La materia orgánica muerta añadida a causa de la acumulación de restos vegetales generados por el desmonte puede dar información del efecto de *CM* sobre *CS*. Una parcela en *3a* tuvo el máximo de *CM* entre todos los sitios, pero su *CS* disminuyó respecto a otras parcelas (Figura 19). Esto revela que el mantillo pudo crear una capa gruesa de materia orgánica que permitió condiciones para incrementar la respiración microbiana del suelo. Ya se ha detectado que la adición de hojarasca puede incrementar la respiración del suelo por estimulación de la acción microbiana (Sayer et al., 2011). Una capa gruesa de mantillo puede proteger contra la fotodegradación a capas inferiores, lo que puede ralentizar la descomposición de esa materia orgánica (Wolkovich et al., 2010) y a su vez proteger de la evaporación y de temperaturas altas las capas superiores del suelo, creando mejores condiciones para la actividad microbiana. Aunado a lo anterior, la hojarasca generada por la vegetación de *3a* pudo haber sido de lenta descomposición debido a la baja *MPC* de *CNF* en el sitio respecto a *M* y otras praderas (Tabla 2), lo que pudo haber promovido la acumulación de *CM*.

La calidad de los residuos orgánicos que se incorporan en el suelo puede ser variable. Algunos residuos con alto contenido de carbohidratos y proteínas se consumen rápidamente, mientras que otros contienen mucha lignina y son degradados lentamente (Osman, 2013). Esto puede ser cierto sobre todo para las parcelas en *3a* donde intervino la materia orgánica generada del desmonte, la cual consistió en la parte aérea de las plantas. Al tener mayor contenido de componentes, como troncos, tallos y corteza, la descomposición pudo haber sido más lenta por la dificultad de descomposición de esos órganos de las plantas.

9. CONCLUSIÓN

El cambio de uso de suelo por desmonte parcial y sembrado del zacate buffel fue causa de la pérdida de la reserva de *CBVA*. Con el incremento de tiempo de manejo ocurrió una dinámica en la que se pudo recuperar esa reserva, aunque no completamente. La dinámica de pérdida y recuperación se relacionó con la variación de los valores de atributos funcionales de la vegetación dominante. A través del tiempo de manejo la recuperación de *CBVA* pudo haber ocurrido por efecto de la regeneración de especies de plantas del matorral y esa diversidad desarrollada tuvo rasgos funcionales importantes para la producción de reservas altas de carbono. La permanencia de especies nodrizas posterior al desmonte pudo haber sido importante para la regeneración de esas mismas y otras especies en las praderas. La diversidad funcional tuvo un efecto importante en la recuperación de *CBVA*, y los rasgos funcionales más importantes para el incremento del reservorio fueron las medias ponderadas de la comunidad de *A* y *CNF*. Otras *MPC* que pueden ayudar a incrementar el reservorio fueron *AFE*, *DET* y *CPF*.

A pesar de que la identidad de las especies en las praderas de mayor edad fue sustancialmente diferente al matorral, ocurrió un incremento de la equitatividad respecto a las praderas más jóvenes. Tal incremento de *E* pudo haber promovido algunos valores de atributos funcionales benéficos para la generación de biomasa y carbono en los diversos compartimentos. Esto ocurrió probablemente debido a un buen manejo de las praderas y a la permanencia de ciertas especies importantes, como *A. cochliacantha* y *P. velutina*, las cuales pudieron haber pertenecido a un estado de sucesión avanzada. La alta divergencia funcional fue algo que se cumplió en matorral y en las praderas de mayor edad, lo cual fue indicio de que en las praderas se pudieron desarrollar especies con rasgos funcionales diferentes a los del zacate buffel y tales rasgos promovieron la reserva de *CBVA*.

Algunas propuestas de la hipótesis de la presente tesis no se rechazan. El desmonte causó la reducción de la abundancia y riqueza de especies y consecuentemente del almacén de carbono de la biomasa aérea. Por otro lado, la reserva del mantillo no resultó tan afectada, seguramente por la contribución de mantillo de hojas de zacate buffel y otros pastos, sumada al de la vegetación remanente y la regenerada. El carbono en suelo se consideró resistente al

cambio de uso de suelo, con indicios de incremento, posiblemente por acción de hojarasca de fácil descomposición proveída por el zacate buffel, condiciones ambientales que pudieron reducir la salida de carbono hacia la atmósfera y la provisión de materia orgánica y nutrientes de las heces fecales de vacas. Tampoco se rechaza la afirmación de que el zacate buffel logró dominancia y eso causó que contribuyera mayormente en las medias ponderadas en la mayoría de las praderas.

La predicción de que las praderas jóvenes se caracterizarían por la adquisición rápida de recursos debido a la dominancia del zacate buffel se cumplió, aunque hubo contrastes de las estrategias de adquisición de recursos. El zacate buffel presentó algunas propiedades que pudieron haberle conferido un uso de recursos relativamente más rápido que otras especies en praderas jóvenes, como alta *AFE*. A pesar de eso, el matorral presentó una tendencia que indicaría el uso más rápido de recursos que las praderas jóvenes, dados los valores comparativamente más altos de *CNF* y *AFE*. Cabe notar la diferencia de formas de vida dominante entre praderas jóvenes y matorral. La altura indicó la capacidad de producir reservas de carbono, así que la dominancia de una especie baja y de crecimiento rápido (como el zacate buffel), se tradujo en la pérdida de reservas de *CBVA*. Por su parte, especies arbustivas y arbóreas, de mayor altura y con propiedades adquisitivas se correlacionó con la mayor reserva de *CBVA* (la de *M*).

Con las evidencias del presente trabajo se hacen algunas recomendaciones. La permanencia de especies nodrizas, como aquellas leñosas, arbustivas o arbóreas, de gran altura y fijadoras de nitrógeno, es importante para la conservación de áreas con gran cantidad de *CBVA*. Esas especies pueden ayudar a la regeneración de especies del matorral. La cercanía de una pradera con áreas de matorral conservado puede ser importante para la provisión de condiciones favorables para el establecimiento de especies del matorral dentro de la pradera. Probablemente intercalar mosaicos de matorral conservado en praderas promueva las condiciones para conservar el *CBVA*, junto a otros beneficios: conservación de agua y nutrientes en el suelo, reducción de erosión y temperaturas confortables para el ganado.

Apéndice A. Tabla de presencia y ausencia de todas las especies registradas por sitio de estudio. La autoría de las especies fue encontrada en el portal Tropicos (<https://tropicos.org/home>).

Especie	Matorral	1 año	3 años	8 años	12 años	18 años
<i>Abutilon incanum</i> (Link)	*	*	*	*	*	*
<i>Abutilon mollicomum</i> (Cav.) Sweet				*		*
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	*		*	*	*	*
<i>Acacia coulteri</i> Benth.	*				*	
<i>Bouteloua aristidoides</i> (Kunth) Griseb.				*	*	*
<i>Bouteloua barbata</i> Lag.						*
<i>Bouteloua diversispicula</i> Columbus	*	*				
<i>Bursera laxiflora</i> S. Watson	*	*	*	*		*
<i>Caesalpinia palmeri</i> S. Watson		*	*	*		*
<i>Calliandra</i> sp.		*	*		*	
<i>Celtis pallida</i> Torr.		*		*		
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.		*	*		*	*
<i>Randia thurberi</i> S. Watson		*	*	*	*	*
<i>Croton</i> sp.	*		*			
<i>Croton sonorae</i> Torr.	*		*		*	
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i> (A. Gray) S. Watson			*			
<i>Fouquieria macdougalii</i> Nash	*					
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray	*	*		*	*	*
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	*	*	*		*	*
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	*					
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn	*					
<i>Jatropha cardiophylla</i> (Tott.) Müll. Arg.						*

<i>Jatropha cordata</i> (Ortega) Müll. Arg.	*	*	*	*	*	
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Schult.) Zucc.			*			
<i>Lycium berlandieri</i> Dunal	*	*		*	*	*
<i>Lysiloma</i> sp			*			
<i>Mimosa biuncifera</i> Benth.	*		*			*
<i>Mimosa laxiflora</i> Benth.	*	*	*	*	*	*
<i>Olneya tesota</i> A.Gray		*				
<i>Opuntia arbuscula</i> Engelm.	*					
<i>Opuntia fulgida</i> Engelm.				*		
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose	*				*	
<i>Pachycereus schottii</i> (Engelm.) D.R. Hunt				*		*
<i>Parkinsonia microphylla</i> Torr.					*	
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins		*	*		*	
<i>Prosopis velutina</i> Wooton	*	*	*	*		*
<i>Senna covesii</i> (A. Gray) H.S. Irwin & Barneby		*				
<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S. Irwin & Barneby					*	
<i>Stenocereus alamosensis</i> (J. M. Coult.) A.C. Gibson & K.E. Horak		*				
<i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxb.	*	*				

Apéndice B. Tabla de medias \pm error estándar y coeficientes de variación (CV) de los atributos funcionales altura de planta (A), densidad específica de tallos (DET), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), contenido de nitrógeno (CNF) y fósforo (CPF) foliar por sitio de estudio; n: tamaño de muestra.

Sitio	n	A (m)	CV (%)	DET (g cm ⁻³)	CV (%)	AFE (cm ² g ⁻¹)	CV (%)	CMSF (mg g ⁻¹)	CV (%)	CNF (mg g ⁻¹)	CV (%)	CPF (mg g ⁻¹)	CV (%)
Matorral	12	1.77 \pm 0.44	87.44	0.56 \pm 0.06	41.41	262.53 \pm 38.47	50.76	268.12 \pm 32.33	41.77	12.34 \pm 1.19	34.96	1.77 \pm 0.1	21.91
1 año	10	1.87 \pm 0.51	86.36	0.61 \pm 0.06	33.9	159.81 \pm 13.14	26.0	301.36 \pm 16.94	17.77	8.94 \pm 1.0	35.55	1.76 \pm 0.14	25.52
3 años	4	0.59 \pm 0.09	31.63	0.62 \pm 0.02	6.74	171.27 \pm 9.61	11.22	297.73 \pm 20.47	13.75	8.03 \pm 1.43	35.72	1.87 \pm 0.17	19.0
8 años	6	1.31 \pm 0.4	87.29	0.52 \pm 0.06	32.2	173.81 \pm 29.64	47.58	292.19 \pm 16.41	14.86	9.88 \pm 2.42	60.18	2.03 \pm 0.16	19.36
12 años	9	2.08 \pm 0.46	66.17	0.63 \pm 0.04	22.07	168.75 \pm 18.57	33.01	337.49 \pm 13.83	12.3	9.76 \pm 1.43	43.94	1.88 \pm 0.11	18.39
18 años	9	1.34 \pm 0.45	102.6	0.51 \pm 0.05	29.4	210.97 \pm 34.23	48.68	292.49 \pm 21.4	21.95	9.87 \pm 1.51	45.94	2.41 \pm 0.21	26.18

Apéndice C. Tablas de valores de atributos funcionales por especie en cada sitio de estudio. Se muestran las especies dominantes del matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a). Por especie en cada sitio se muestra la media de cada atributo funcional: altura (A), densidad específica de tallos (DET), área foliar específica (AFE), contenido de masa seca foliar (CMSF), contenido de nitrógeno foliar (CNF) y contenido de fósforo foliar (CPF). Entre paréntesis se especifica la unidad de medición. En cada tabla las especies se acomodaron en orden ascendente de altura.

Especies en M	A (m)	DET (g cm⁻³)	AFE (cm² g⁻¹)	CMSF (mg g⁻¹)	CNF (mg g⁻¹)	CPF (mg g⁻¹)
<i>Bouteloua diversispicula</i>	0.061	0.790	231.231	195.021	4.052	1.805
<i>Talinum paniculatum</i>	0.079	0.070	456.625	50.338	12.434	1.887
<i>Evolvulus alsinoides</i>	0.131	0.425	529.126	166.720	12.594	2.359
<i>Abutilon incanum</i>	0.263	0.588	296.659	274.668	8.772	1.992
<i>Croton sp.</i>	0.920	0.701	193.502	377.006	7.845	1.644
<i>Croton sonora</i>	0.933	0.669	416.237	175.870	14.327	2.007
<i>Mimosa laxiflora</i>	2.311	0.625	180.543	346.372	16.874	1.657
<i>Mimosa biuncifera</i>	2.343	0.755	128.277	432.501	11.538	0.976
<i>Jatropha cordata</i>	3.220	0.248	207.795	227.160	18.257	1.846
<i>Acacia coulteri</i>	3.320	0.779	168.004	352.390	16.245	1.713
<i>Fouquieria macdougalii</i>	3.322	0.370	208.231	242.003	8.598	1.854
<i>Acacia cochliacantha</i>	4.361	0.734	134.193	377.463	17.873	2.273

Especies en 1a	A (m)	DET (g cm³)	AFE (cm² g⁻¹)	CMSF (mg g⁻¹)	CNF (mg g⁻¹)	CPF (mg g⁻¹)
<i>Bouteloua diversispicula</i>	0.079	0.790	231.231	195.021	4.052	1.805
<i>Senna covesii</i>	0.180	0.401	120.932	269.287	7.505	1.765
<i>Abutilon incanum</i>	0.365	0.531	216.562	337.259	8.472	2.419
<i>Cenchrus ciliaris</i>	0.543	0.403	166.678	292.417	3.381	1.950
<i>Lycium berlandieri</i>	2.133	0.665	168.431	237.591	11.540	1.200
<i>Jatropha cordata</i>	2.275	0.247	228.863	250.359	12.600	2.598
<i>Randia thurberi</i>	2.426	0.691	155.659	286.682	11.316	1.506
<i>Guaiacum coulteri</i>	2.700	0.786	103.639	411.425	9.587	1.505
<i>Celtis pallida</i>	2.813	0.734	147.252	288.420	11.714	1.306
<i>Olneya tesota</i>	5.250	0.888	130.335	338.823	9.320	1.641

Especies en 3a	A (m)	DET (g cm⁻³)	AFE (cm² g⁻¹)	CMSF (mg g⁻¹)	CNF (mg g⁻¹)	CPF (mg g⁻¹)
<i>Croton sonorae</i>	0.430	0.660	171.745	296.098	10.730	2.132
<i>Cenchrus ciliaris</i>	0.451	0.600	185.541	241.168	4.857	1.517
<i>Abutilon incanum</i>	0.686	0.573	183.864	335.025	6.378	2.235
<i>Calliandra</i> sp.	0.820	0.652	143.955	318.638	10.184	1.633

Especies en 8a	A (m)	DET (g cm³)	AFE (cm² g⁻¹)	CMSF (mg g⁻¹)	CNF (mg g⁻¹)	CPF (mg g⁻¹)
<i>Bouteloua aristidioides</i>	0.104	0.322	203.083	339.631	2.477	2.153
<i>Abutilon mollicomum</i>	0.170	0.311	258.090	261.375	6.673	2.511
<i>Abutilon incanum</i>	0.410	0.557	253.398	307.098	7.322	1.509
<i>Pachycereus schottii</i>	0.590					
<i>Opuntia fulgida</i>	1.583					
<i>Caesalpinia palmeri</i>	2.110	0.644	97.096	296.137	16.125	2.046
<i>Mimosa laxiflora</i>	2.465	0.662	175.849	250.599	8.763	2.362
<i>Acacia cochliacantha</i>	3.050	0.681	55.396	350.629	17.947	1.643

Especies en 12a	A	DET	AFE	CMSF	CNF	CPF
	(m)	(g cm⁻³)	(cm² g⁻¹)	(mg g⁻¹)	(mg g⁻¹)	(mg g⁻¹)
<i>Bouteloua aristidioides</i>	0.136	0.371	219.773	368.769	3.899	2.306
<i>Abutilon incanum</i>	0.339	0.587	274.871	340.804	9.061	2.451
<i>Cenchrus ciliaris</i>	0.900	0.465	156.113	274.509	3.863	2.123
<i>Calliandra sp.</i>	1.515	0.699	183.653	295.812	7.775	1.552
<i>Mimosa laxiflora</i>	2.574	0.653	194.293	316.207	13.494	1.627
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	3.165	0.789	138.004	378.510	9.428	1.751
<i>Parkinsonia praecox</i>	3.198	0.641	143.270	312.995	11.421	1.832
<i>Acacia coulteri</i>	3.217	0.771	110.044	402.841	16.973	1.431
<i>Acacia cochliacantha</i>	3.754	0.731	98.758	346.998	12.016	1.868

Especies en 18a	A	DET	AFE	CMSF	CNF	CPF
	(m)	(g cm⁻³)	(cm² g⁻¹)	(mg g⁻¹)	(mg g⁻¹)	(mg g⁻¹)
<i>Bouteloua aristidioides</i>	0.137	0.509	344.157	261.983	3.246	2.466
<i>Bouteloua barbata</i>	0.145	0.310	328.647	267.544	6.921	2.408
<i>Abutilon incanum</i>	0.205	0.521	214.945	293.385	9.507	3.728
<i>Abutilon mollicomum</i>	0.215	0.323	247.277	259.541	8.200	2.781
<i>Cenchrus ciliaris</i>	0.416	0.368	291.926	189.478	6.169	2.672
<i>Mimosa laxiflora</i>	2.155	0.638	194.698	286.064	13.387	2.035
<i>Caesalpinia palmeri</i>	2.357	0.695	132.820	304.156	18.575	1.997
<i>Acacia cochliacantha</i>	3.010	0.657	71.118	350.591	12.548	2.158
<i>Prosopis velutina</i>	3.436	0.650	73.191	419.672	10.329	1.475

Apéndice D. Estimaciones de carbono por parcela en cada sitio de estudio. Las parcelas se nombraron según su orientación en el sitio: centro (C), norte (N), sureste (SE) y suroeste (SO). Los sitios son: matorral espinoso (M) y praderas de zacate buffel de un año (1a), tres años (3a), ocho años (8a), doce años (12a) y dieciocho años (18a). Los reservorios de carbono son en biomasa vegetal aérea (CBVA) de la riqueza y de las especies dominantes, en mantillo (CM), en suelo (CS) y la suma de los anteriores como total en el sitio (CTS). Se muestra el porcentaje de carbono orgánico (COS), la densidad y el porcentaje de elementos de más de dos milímetros de diámetro (>2 mm) en las muestras de suelo obtenidas de cada parcela.

Parcela - Sitio	CBVA riqueza (Mg ha ⁻¹)	CBVA dominantes (Mg ha ⁻¹)	CM (Mg ha ⁻¹)	CS (Mg ha ⁻¹)	CTS (Mg ha ⁻¹)	COS (%)	Densidad (g cm ⁻³)	> 2 mm (%)
C - M	5.97	5.682	0.236	16.957	22.875	0.445	1.489	14.682
N - M	5.3	4.009	0.555	24.246	28.811	1.130	1.151	37.837
SE - M	8.67	8.011	0.989	33.709	42.708	0.680	1.952	15.333
SO - M	3.78	2.379	1.208	29.329	32.916	0.830	1.361	13.472
C - 1a	2.81	2.818	0.289	8.260	11.366	0.950	0.413	29.870
N - 1a	0.46	0.356		10.004	10.360	1.145	0.493	40.926
SE - 1a	3.87	2.859	0.304	22.610	25.772	1.140	1.158	42.917
SO - 1a	1.31	0.777	0.221	23.568	24.567	0.995	1.294	38.991
C - 3a	0.87	0.460	0.541	27.643	28.643	1.115	1.082	23.631
N - 3a	0.66	0.538	1.504	14.922	16.965	1.400	0.925	61.587
SE - 3	0.81	0.495	0.673	24.093	25.260	1.155	1.256	44.658
SO - 3a	0.86	0.572	0.861	34.940	36.373	1.585	1.540	52.287
C - 8a	0.25	0.187	0.060	8.139	8.386	0.795	0.814	58.095
N - 8a	0.55	0.433	0.137	14.904	15.473	0.975	0.883	42.294
SE - 8a	0.56	0.561	0.400	20.265	21.226	1.480	0.722	36.771
SO - 8a	4.02	0.815	0.698	54.683	56.197	1.540	1.370	13.625
C - 12a	4.89	4.077	0.311	21.199	25.587	1.070	0.909	27.312
N - 12a	4.02	3.917	0.508	38.078	42.504	1.250	1.205	15.764
SE - 12a	6.92	6.797		22.362	29.159	1.255	1.223	51.422
SO - 12	2.23	1.955	0.641	22.319	24.915	1.550	0.738	34.963
C - 18a	0.84	0.841	0.086	37.743	38.670	1.375	1.045	27.312
N - 18a	5.85	5.594	1.353		6.947	2.815		15.764
SE - 18a	1.36	1.348	0.314	26.422	28.084	1.060	1.170	51.422
SO - 18a	3.48	2.232	0.357	34.581	37.169	1.635	0.981	34.963

Apéndice E. Resultados de los análisis no paramétricos para identificar diferencias significativas. Kruskal-Wallis se aplicó para detectar si la variable de algún sitio se diferenciaba significativamente. Las variables fueron: carbono en la biomasa vegetal aérea (CBVA) de la riqueza y de las especies dominantes, carbono en mantillo (CM), reserva de carbono orgánico en suelo (CS), porcentaje de carbono orgánico en suelo (COS) y los atributos funcionales altura (A), densidad específica de tallos (DET), área foliar específica (AFE), contenido de masa seca foliar (CMSF), contenido de nitrógeno foliar (CNF) y contenido de fósforo foliar (CPF). Cuando Kruskal-Wallis resultó significativa se hizo la comparación entre sitios con la prueba de Wilcoxon. Se presentan los valores de X^2 , grados de libertad (gl), el valor de p y W . Los resultados de Wilcoxon se presentan para las comparaciones del matorral contra cada pradera cuando Kruskal-Wallis resultó significativa, se presentan además sólo las comparaciones entre praderas que resultaron significativas (en negritas). Los sitios son: matorral espinoso (M) pradera de 1 año (1a), pradera de 3 años (3a), pradera de 8 años (8a), pradera de 12 años (12a) y pradera de 18 años (18a).

Caso	Kruskal-Wallis			Wilcoxon	
	X^2	gl	p	W	p
CBVA riqueza	12.76	5	0.025		
M-1a				15	0.057
M-3a				16	0.028
M-8a				15	0.057
M-12a				11	0.485
M-18a				14	0.114
12a-3a				16	0.028
CBVA dominante	15.73	5	0.0076		
M-1a				14	0.114
M-3a				16	0.028
M-8a				16	0.028
M-12a				10	0.685
M-18a				14	0.114
12a-3a				16	0.028
12a-8a				16	0.028
18a-8a				16	0.028
CM	7.67	5	0.175		
CS	6.175	5	0.289		
COS	9.99	5	0.075		
CTS	4.89	5	0.429		
A	2.656	5	0.752		
DET	4.376	5	0.496		
CMSF	5.214	5	0.390		
AFE	5.206	5	0.391		
CNF	4.742	5	0.448		
CPF	8.883	5	0.113		

Apéndice F. Experiencias y recomendaciones

Sobre el muestreo en campo

Para tener una mejor visión a cerca de los contrastes entre matorral y pradera es importante tener referencias naturales por cada sitio transformado. Es difícil encontrar sitios de matorral natural que correspondan a cada pradera en el rancho estudiado. Además, por necesidad de más tiempo, recursos económicos y esfuerzo humano, estudiar casi el doble de sitios se vuelve una tarea muy complicada. Incluso tener repeticiones de cada sitio, por ejemplo, un triplicado de praderas de determinada edad, es difícil encontrar. Aunque lo anterior sería ideal para mejorar los análisis estadísticos. Se recomienda cubrir una mayor área para así tener un mayor número de muestras. Así la desviación de las medias se reduciría y se tendría mayor precisión en los análisis y resultados.

La asignación de diferentes áreas para cierto tipo de vegetación se hace en consideración del tamaño y patrón de distribución de las especies en la comunidad. Ya que estas propiedades pueden variar entre especies, lo ideal sería asignar un área específica para cada una, lo cual es logísticamente inviable para muchos tipos de investigaciones académicas. Para hábitats con plantas leñosas se ha recomendado el uso de parcelas anidadas, donde el tamaño de área coincide con el tamaño relativo de la vegetación: áreas grandes para especies grandes y áreas pequeñas para especies de menor porte (Kent, 2012).

Varios autores de literatura sobre técnicas de muestreo en campo coinciden en que el tamaño y forma del área siempre variará dependiendo del estudio y en realidad no existe un estándar aplicable a todos los muestreos de vegetación (Kershaw, 1973; Krebs, 1989; Kent, 2012). El área total por sitio (1600 m²) en la presente tesis fue intermedia con respecto a trabajos con objetivos similares: 2500 m² (Conti y Díaz, 2013) y 900 m² (Tahmasebi et al., 2017). Además, la separación de parcelas permite captar la variación de la distribución espacial de la vegetación, que se ha argumentado que para zonas áridas norteamericanas es agregada y depende de la disponibilidad de agua en parches y del nodricismo de algunas especies (Smith et al., 1997).

Sobre la consulta de datos de cambio de uso de suelo a instituciones

Los lineamientos de desmonte seguidos en cada sitio pueden ayudar a explicar las características actuales de la comunidad y ecosistema. Según nuestro contacto, hasta hace pocos años dentro del rancho el desmonte es selectivo y se hace bajo supervisión de personal de SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México). Tal personal se encarga de dictar cuales especies e individuos de plantas deben permanecer y cuáles pueden ser desmontados (comunicación personal de Luis Campillo, 2019). El resultado del desmonte se pudo notar en todas las praderas como largos montículos de biomasa vegetal muerta (observación personal). Esto también lo reportó Franklin et al. (2006), en un estudio de la extensión de praderas en las Planicies de Sonora (subdivisión del Desierto Sonorense al centro de Sonora).

La obtención de datos precisos sobre la extensión y ubicación de praderas de zacate buffel fue difícil cuando se consultó a las instituciones correspondientes. En la etapa de planeación y selección de los sitios de estudio se hizo un esfuerzo por obtener información sobre la extensión, ubicación y fecha de implementación de praderas de zacate buffel. Para esto se hizo una solicitud a SEMARNAT por medio del portal del INAI (Instituto Nacional de Transparencia, Acceso a la Información y Protección de Datos Personales) para que nos brindaran esa información. La respuesta no correspondió a nuestra petición. En vez de eso nos dirigieron al portal de geoinformación de la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). Este es un repositorio que incluye, entre otras, capas de información del uso de suelo y vegetación en todo el territorio mexicano. Dos categorías de uso corresponden a pastizal cultivado y a pastizal inducido. Ambas corresponden mejor a los objetivos del presente trabajo. Desafortunadamente el portal no brinda la fecha en que se llevó a cabo la transformación del hábitat; tampoco se especifica qué especie de pasto fue la usada para esos pastizales o incluso si son destinados para la ganadería exclusivamente.

También hicimos el esfuerzo por tener una junta informativa con uno de los administradores de PATROCIPES, pero fue difícil contactarlo y finalmente no mostró interés en nuestra petición. Podría esperarse que tales datos no sean fáciles de obtener porque la SEMARNAT hace su trabajo en ranchos de propiedad privada y la publicación de

información no esté en el interés de los propietarios. Por otro lado, los trámites de la secretaría conciernen los cambios de uso de suelo en territorio nacional bajo una serie de reglamentos y supervisión, lo que debe demostrarse por escrito y tales documentos deberían ser de dominio público

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre MR. 1994. Condición actual de las praderas de zacate buffel en el Estado de Sonora. Conferencia presentada en el Simposio Internacional sobre Zacate Buffel. Hermosillo, Sonora, México.
- Alcalá-Galván CH. 1995. Guía práctica para el establecimiento, manejo y utilización del zacate buffel. <https://www.patrocipes.org.mx/publicaciones/pastizales/P95009.html>. Accesado el 18 de Mayo de 2021.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, Nakashizuka T, Raffaelli D y Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x.
- Bastida F, Eldridge DJ, García C, Png GK, Bardgett RD y Delgado-Baquerizo M. 2021. Soil microbial diversity–biomass relationships are driven by soil carbon content across global biomes. *ISME J*. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00906-0>
- Briones O, Perroni Y, et al. 2019. Matorrales y pastizales. En: Paz-Pellat, F., J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos y A. S. Velázquez-Rodríguez. (Editores). 2019. Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México. ISBN: 978-607-96490-7-4. 716 p.
- Briones O, Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Pavón N y Perroni Y. 2018. Biomasa y productividad en las zonas áridas mexicanas. *Madera y Bosques* 24 número especial e2401898.
- Briones O, Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Pavón N y Perroni Y. 2018. Biomasa y productividad en las zonas áridas mexicanas. *Madera y Bosques* 24 Suplemento 1.
- Britannica, T. Editors of Encyclopaedia. 2017. Euphorbiaceae. *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/plant/Euphorbiaceae>. Accesado el 17 de Mayo de 2021.
- Búrquez A y Martínez-Yrizar A. 2006. Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. En: Oyama A y Castillo editores. Manejo, Conservación y Restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica, Siglo XXI-UNAM, México, D. F.
- Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Núñez S, Quintero T y Aparicio A. 2010. Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: Variability within and among sites using replicated plot harvesting. *Journal of Arid Environments* 74: 1240-1247. DOI: doi:10.1016/j.jaridenv.2010.04.004.
- Castellanos AE, Llano-Sotelo JM, Machado-Encinas LI, López-Piña JE, Romo-León JR, Sardans J y Peñuelas J. 2018. Foliar C, N, and P stoichiometry characterize successful plant ecological strategies in the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 219: 775-788. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0833-3>

- Celaya-Michel H, García-Oliva F, Rodríguez JC y Castellanos-Villegas AE. 2015. Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link). *Terra Latinoamericana* 33 (1): 79-93.
- CONAFOR. 2011. Inventario Nacional Forestal: manual y procedimientos para el muestreo de campo. Re-muestreo 2011. Comisión Nacional Forestal, México.
- Conti G y Díaz S 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101: 18-28. DOI: 10.1111/1365-2745.12012.
- Chapin III FS, Sala OE, Burke IC, Grime JP, Hooper DU, Lauenroth WK, Lombard A, Mooney HA, Mosier AR, Naeem S, Pacala SW, Roy J, Steffen WL y Tilman D. 1998. Ecosystem Consequences of Changing Biodiversity. *BioScience* 48(1):45-52.
- Chave J, Andalo C, Brown, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure J-P, Nelson BW, Ogawa H, Puig H, Riéra B y Yamakura T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecología* 145: 87-99 DOI: 10.1007/s00442-005-0100-x.
- Chen S, Wang W, Xu W, et al. 2018. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *PNAS* 115 (16): 4027-4032. DOI: 10.1073/pnas.1700298114
- Cox JR, Martin-R MH, Ibarra-F FA, Fourie JH, Rethman NFG y Wilcox DG. 1988. The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. *Journal of Range Management* 41(2): 127-139.
- Deng L, Zhu G, Tang Z, Shangguan Z. 2016. Global patterns of the effects of land-use changes on soil carbon stocks. *Global Ecology and Conservation* 5: 127-138. DOI: 10.1016/j.gecco.2015.12.004.
- Díaz S, Cabido M y Casanoves F. Functional implications in trait-environment linkages in plant communities. En: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. 2004. Weiher E y Keddy P editores. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Díaz S, Fargione J, Chapin III FS y Tilman D. 2006. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171. DOI:10.1038/nature16489
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétler F, Griggalls K y Robson TM. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem Service assessments. *PNAS* 104(52): 20684-20689. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>.
- Díaz S, Purvis A, Cornelissen JHC, Mace GM, Donoghue MJ, Ewers RM, Jordano PM y Pearse WD. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3(9): 2958-2975. DOI: 10.1002/ece3.601.

- Díaz S, Settele J, Brondízio E, Ngo HT, Agard J, Arneeth A, Balvanera P, Brauman KA, Butchart SHM, Chan KMA, Garibaldi LA, Ichii K, Liu J, Subramanian SM, Midgley GF, Miloslavich P, Molnár Z, Obura D, Pfaff S, Polasky S, Purvis S, Razzaque J, Reyers B, Chowdhury RR, Shin Y y Visseren-Hamakers I. 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366(6471). DOI: 10.1126/science.aax3100
- Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK, Val J y Oliver I. 2017. Do grazing intensity and herbivore type affect soil health? Insights from a semi-arid productivity gradient. *Journal of Applied Ecology* 54: 976-985 DOI: 10.1111/1365-2664.12834.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B y Norberg J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9): 488-494.
- Franklin KA, Lyons K, Nagler PL, Lampkin D, Glenn EP, Molina Freaner F y Huete AR. 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation*, 127(1): 62-71. DOI:10.1016/j.biocon.2005.07.018
- Franklin K y Molina-Freaner F. 2010. Consequences of buffelgrass pasture development for primary productivity, perennial plant richness, and vegetation structure in the drylands of Sonora, Mexico. *Conservation Biology* 24(6): 1664-1673. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2010.01540.x.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C y Toussaint J. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2015. *Plant Functional Diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press.
- Gómez J. 2008. Allometric equation 48162. En: <http://www.globalometree.org/data/allometric-equations/48162/>. Accesado el 14 de mayo de 2019
- Gouand I, Little CJ, Harvey E y Altermatt F. 2020. Global quantitative synthesis of ecosystem functioning across climatic zones and ecosystem types. *Global Ecology and Biogeography* 29: 1139-1176. DOI: 10.1111/geb.13093
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW et al. 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature* 529, 390–393. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16524>
- Grime JP. 2003. Plants hold the key. *Biologist* 50(2): 87-91
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Guo Q. 2003. Species richness-biomass relationships along successional gradients. *Journal of Vegetation Science* 14(1): 121-128. Liga: <https://www.jstor-org.pbidi.unam.mx:2443/stable/3236893>

- Hinojo-Hinojo C, Castellanos AE, Huxman T, Rodríguez JC, Vargas R, Romo-León JR y Biederman JA. 2019. Native shrubland and managed buffelgrass savanna in drylands: Implications for ecosystem carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 268: 269-278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.030>.
- Holland HD. 2006. The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361(1470): 903–915.
- Iglesias MD, Barchuk A y Grilli MP. 2012. Allometric equation 47116. En: <http://www.globalometree.org/data/allometric-equations/47116/>. Accesado el 14 de mayo de 2019.
- Iglesias MR, Barchuk AH. 2010. Estimación de la biomasa aérea de seis leguminosas leñosas del Chaco Árido (Argentina). *Ecología Austral* 20(1): 71-79.
- Ignace DD y Chesson P. 2014. Removing an invader: evidence for forces reassembling a Chihuahuan Desert ecosystem. *Ecology* 95(11): 3203-3212. DOI: <https://doi.org/10.1890/14-0456.1>
- INEGI. 1988. Atlas Nacional del Medio Físico. Porción Norte de Sonora. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México D.F.
- INIFAP-CONABIO. 2001. Edafología. Catálogo de metadatos geográficos. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Capa descargada de: <http://geoportal.conabio.gob.mx/descargas/mapas/imagen/96/eda251mgw>. Consultada el 15 de Julio de 2001.
- IPBES. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Alemania.
- Kauffman JB, Steele MD, Cummings DL y Jaramillo VJ. 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and, conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 176(1): 1-12.
- Kassambara A y Mundt F. 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kattge J, Bönnisch G, Díaz S, et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26: 119–188. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keddy P y Weiher E. Introduction: the scope and goals of research on assembly rules. En: *Ecological Assembly Rules: perspectives, advances, retreats*. 2004. Keddy P y Weiher E editores. Cambridge University Press.
- Kent M. 2012. *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. Segunda edición. John Wiley & Sons, Ltd.

- Kershaw KA. 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. Segunda edición. Edward Arnold Publishers Limited, Londres, Reino Unido.
- Krebs CJ. 1989. Ecological methodology. Primera edición. Harper Collins Publishers, Nueva York, EUA.
- Lange M, Eisenhauer N, Sierra C. et al. 2015. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications* 6. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quéfier F, Thébault A y Bonis A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x
- Lambers H, Chapin III FS y Pons TJ. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Segunda edición. Springer Science + Business Media, LLC, New York, EUA.
- Le S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1) 1-18. DOI: 10.18637/jss.v025.i01
- Liu K. 2019. Effects of sample size, dry ashing temperature and duration on determination of ash content in algae and other biomass. *Algal Research* 40. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101486>
- Madrigal-González J, Calatayud J, Ballesteros-Cánovas JA, et al. 2020. Climate reverses directionality in the richness–abundance relationship across the World’s main forest biomes. *Nature Communications* 11. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19460-y>
- Marshall VM, Lewis MM y Ostendorf B. 2012. Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: A review. *Journal of Arid Environments* 78: 1-12. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2011.11.005.
- Martínez-Yrizar A, Felger RS y Búrquez A. 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. En: Molina-Freaner FE y Van Devender TR, editores. *Diversidad biológica de Sonora*. UNAM, México.
- Mason NWH y de Bello F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780. DOI: 10.1111/jvs.12097.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG y Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mason NWH, de Bello F, Mouillot D, Pavoine S y Dray S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794-806. DOI: 10.1111/jvs.12013.
- McClaran MP, McMurtry CR y Archer SR. 2013. A tool for estimating impacts of woody encroachment in arid grasslands: allometric equations for biomass, carbon and nitrogen content in *Prosopis velutina*. *Journal of Arid Environments* 88: 39-42. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.015>

- Meyer D y Buchta C. 2020. proxy: Distance and Similarity Measures. R package version 0.4-24. <https://CRAN.R-project.org/package=proxy>
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC, EUA.
- Montesinos-Navarro A, Verdú M, Querejeta MV y Valiente-Banuet A. 2017. Nurse plants transfer more nitrogen to distantly related species. *Ecology* 98(5): 1300-1310.
- Mooney H, Larigauderie A, Cesario M, Elmquist T, Hoegh-Guldberg O, Lavorel S, Mace GM, Palmer M, Scholes R y Yahara T. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1(1): 46-54. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.07.006>.
- Morales-Romero D, Campo J, Godinez-Alvarez H y Molina-Freaner F. Soil carbon, nitrogen and phosphorous changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico. 2015. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.09.015>.
- Morales-Romero D y Molina-Freaner F. 2016. Conversion of thorn scrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico: Microclimatic consequences. *Journal of Arid Environments* 125: 110-115. DOI: [10.1016/j.jaridenv.2015.10.012](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.10.012).
- Návar J, Méndez E, Nájera A, Graciano J, Dale V y Parresol B. 2004. Biomass equations for shrub species of Tamaulipan thornscrub of North-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 59: 657-674. DOI: [doi:10.1016/j.jaridenv.2004.02.010](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.02.010)
- Nock CA, Vogt RJ y Belsner BE. 2016. Functional traits. eLS. John Wiley & Sons. DOI: [10.1002/9780470015902.a0026282](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282).
- Olsson L, Barbosa H, Bhadwal S, Cowie A, Delusca K, Flores-Renteria D, Hermans K, Jobbagy E, Kurz W, Li D, Sonwa DJ y Stringer L. Land Degradation. En: Shukla, Skea J, Calvo-Buendia E, Masson-Delmotte V, Pörtner HO, Roberts DC, Zhai P, Slade R, Connors S, van Diemen R, Ferrat M, Haughey E, Luz S, Neogi S, Pathak, Petzold J, Portugal-Pereira J, Vyas P, Huntley E, Kissick K, Belkacemi M, Malley J (editores). 2019. *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. En prensa.
- Osman KT. 2013. *Soils: principles, properties and management*. Springer Science+Business. DOI: [DOI 10.1007/978-94-007-5663-2](https://doi.org/10.1007/978-94-007-5663-2)
- Paz-Pellat F y Velázquez-Rodríguez AS. 2019. Suelos. En: Paz-Pellat F, Hernández-Ayón JM, Sosa-Ávalos R y Velázquez-Rodríguez AS (editores). 2019. *Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde*. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Pejchar L y Mooney H. 2009. The impact of invasive alien species on ecosystem services and human well being. En: Perrings C, Mooney H y Williamson M. 2009. *Bioinvasions and*

globalization: ecology, economics, management, and policy. Oxford Scholarship Online. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199560158.001.0001

Pérez-Harguindeguy A, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, vander Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S y Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

Perroni Y, Marure C, Briones O, Maya-Delgado Y y Paz-Pellat. Avances y retos para la estimación de biomasa aérea y subterránea de matorrales y pastizales con base en ecuaciones alométricas. En: *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2018*. 2018. Paz-Pellat F, Velázquez-Rodríguez A y Rojo-Martínez M editores. Programa Mexicano del Carbono.

Prado-Junior J, Schiavini I, Vale VS, Arantes CS, van der Sande M, Lohbeck M y Poorter L. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104: 817-827. DOI: 10.1111/1365-2745.12543

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reich PB, Walters MB y Ellsworth DS. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *PNAS* 94: 13730-13734.

Rojas-García F, De Jong BHJ, Martínez-Zurimendí P y Paz-Pellat F. 2015. Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science* 72 (6): 835-864. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0456-y>

Safriel U y Adeel Z. Dryland Systems. En: *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and human well-being: Current State and Trends*. 2005. Island Press. Washington, DC.

Sayer E, Heard M, Grant H, Marthews TR y Tanner EVJ. 2011. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change* 1: 304-307. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1190>

Servicio Meteorológico Nacional. Normales climatológicas, estación 00026268 San José de Pimas, Sonora, periodo 1987 - 2010. Consultado el 5 de Mayo del 2019.

Shreve F y Wiggins IA. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert, Volumen 1*. Stanford University Press.

Schulze ED, Beck E, Buchmann N, Clemens S, Müller-Hohenstein K y Scherer-Lorenzen M. 2019. *Plant Ecology*. Springer-Verlag GmbH Germany.

Shugart HH. Succession, phenomenon of. En: *Encyclopedia of biodiversity, segunda edición, volumen 7*. 2013. Levin SA (editor). Academic Press, Países Bajos.

- Smith SD, Monson RK y Anderson JE. 1997. *Physiological Ecology of North American Desert Plants*. Springer Berlin Heidelberg.
- Smith TM y Smith RL. 2007. *Ecología*. Sexta edición. Pearson Educación, S.A., Madrid.
- Stafford-Smith MD, Abel N, Walker B, y Chapin, III FS. Drylands: Coping with Uncertainty, Thresholds, and Changes in State. En: *Principles of Ecosystem Stewardship*. 2009. Chapin, III SF, Kofinas GP y Folke C. Springer Science+Business Media. Nueva York, EUA.
- Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O y Ludwig C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review* 2(1):81-98. DOI:10.1177/2053019614564785
- Suding K, Lavorel S, Chapin III FS, Cornelissen JHC, Díaz S, Garnier E, Goldberg D, Hooper DU, Jackson ST y Navas ML. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14: 1125-1140. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x
- Tahmasebi P, Moradi M, Omidipour R. 2017. Plant functional identity as the predictor of carbon storage in semi-arid ecosystems. *Plant Ecology & Diversity* 10: 139-151. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1355414>.
- Taiz L y Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*. Tercera edición. Sinauer Associates.
- Tilman D. Functional diversity. En: *Encyclopedia of Biodiversity*. 2000. Levin SA, editor en jefe. Academic Press.
- Tilman D y Lehman C. Biodiversity, Composition, and Ecosystem Processes: Theory and Concepts. En: *The Functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. 2002. Kinzig AP, Pacala SW y Tilman D editores. Princeton University Press.
- Tinoco-Ojanguren C, Díaz A, Martínez J y Molina-Freaner F. 2013. Species diversity and regeneration of native species in *Pennisetum ciliare* (buffelgrass) pastures from the thornscrub of Sonora, México. *Journal of Arid Environments* 97: 26-37. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.009.
- van der Plas. 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews* 94: 1220-1245. DOI: 10.1111/brv.12499
- Van Devender T. The deep history of the Sonoran Dessert. En: *A Natural History of the Sonoran Dessert*. 2000. Phillips SJ y Comus PW editores. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, Arizona, EUA.
- Villéger S, Mason NWH y Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290 – 2301. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

- Virginia RA y Wall DH. Ecosystem funcion, principles of. En: Encyclopedia of Biodiversity, volumen 3, segunda edición. 2013. Levin SA, editor en jefe. Elsevier Science & Tecnology.
- Webster GL, Brown WV y Smith BN. 1975. Systematics of photosynthetic carbon fixation pathways in Euphorbia. *Taxon* 24(1): 27-33.
- Weimer RC. 1996. Estadística. Segunda edición. Grupo Editorial Patria, México.
- Westoby M y Wright J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21(5): 261-268. DOI: 0.1016/j.tree.2006.02.004.
- Wolkovich EM, Lipson DA, Virginia RA, Cottingham KL y Bolger DT. 2010. Grass invasion causes rapid increases in ecosystem carbon and nitrogen storage in a semiarid shrubland. *Global Change Biology* 16: 1351-1365. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02001.x>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ y Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Xu H, Detto M, Fang S, et al. 2020. Soil nitrogen concentration mediates the relationship between leguminous trees and neighbor diversity in tropical forests. *Communications Biology* 3 (317). DOI: <https://doi.org/10.1038/s42003-020-1041-y>
- Yerena-Yamallel JI, Jiménez-Pérez J, Alanís-Rodríguez E, Aguirre-Calderón OA, González-Tagle MA y Treviño-Garza EJ. Dinámica de la captura de carbono en pastizales abandonados del noreste de México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 17: 113-121.
- Yerena-Yamallel JI, Jiménez-Pérez J, Alanís-Rodríguez E, Aguirre-Calderón OA y Treviño-Garza EJ. 2011. Contenido de carbono en la biomasa aérea en diferentes sistemas de uso de suelo, en el matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 7(2): 71-77
- Zuur AF, Ieno EN y Smith GM. 2007. *Analyzing Ecological Data*. Springer Science + Business Media, LLC. New York, EUA.

Créditos de imágenes

- Sok L. Carleton College. Imagen encontrada en línea en: https://apps.carleton.edu/campus/arb/connections/art/field_drawing_galleries/fielddrawing2008/?image_id=459727. Accesado el 8 de mayo de 2019.
- Parsons L. 2012. Desert Scrub Ecosystem. Imagen encontrada en línea en: <https://fineartamerica.com/featured/desert-scrub-ecosystem-logan-parsons.html>. Accesado el 8 de mayo de 2019.