



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LA CONVERSIÓN DE
MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL
EN EL SUELO Y LA DEMOGRAFÍA DE
UNA CACTÁCEA COLUMNAR DEL
NOROESTE DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

DANIEL MORALES ROMERO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER
INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
UBIPRO, FES IZTACALA, UNAM

DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D. F.

ABRIL, 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LA CONVERSIÓN DE
MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL
EN EL SUELO Y LA DEMOGRAFÍA DE
UNA CACTÁCEA COLUMNAR DEL
NOROESTE DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

DANIEL MORALES ROMERO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER
INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
UBIPRO, FES IZTACALA, UNAM

DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D. F.

ABRIL, 2013.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de octubre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado del **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **MORALES ROMERO DANIEL** con número de cuenta **504008807** con la tesis titulada: **"INFLUENCIA DE LA CONVERSIÓN DE MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL EN EL SUELO Y LA DEMOGRAFÍA DE UNA CACTÁCEA COLUMNAR DE NOROESTE DE MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. FRANCISCO E. MOLINA FREANER**:

Presidente:	DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal:	DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
Secretario:	DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
Suplente:	DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Suplente	DR. ÁNGEL SALVADOR ARIÁS MONTES

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizará a solicitud del alumno, **con cinco** sinodales, en apego a la nueva normatividad, acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO** y de acuerdo con lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 19 de febrero de 2013.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el apoyo académico y administrativo para llevar a cabo mis estudios de posgrado. Agradezco también al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP), el soporte económico otorgado para estancias académicas nacionales y la participación en congresos nacionales e internacionales.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (registro 48525) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM por las becas otorgadas para llevar a cabo mis estudios de posgrado. El proyecto de tesis fue financiado por el Instituto de Ecología UNAM y por el proyecto CONACyT (2006-60552).

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial por sus comentarios y sugerencias; Dr. Julio Campo Alves – Instituto de Ecología UNAM, Dr. Héctor Godínez Álvarez – Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO) Facultad de Estudios Superiores – Iztacala, UNAM, y Dr. Francisco Molina Freaner – Instituto de Ecología – Unidad Hermosillo UNAM.

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Ecología Molecular y Funcional del Instituto de Ecología – Unidad Hermosillo UNAM, bajo la dirección del Dr. Francisco Molina Freaner.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco muy especialmente al Dr. Francisco Molina Freaner, mi asesor, por su gran apoyo y dirección a lo largo de este proyecto. Agradezco profundamente su paciencia, confianza y la oportunidad de discutir sobre el tema en innumerables ocasiones durante el trabajo de campo y escritura de esta tesis.

Agradezco a los miembros del jurado de mi examen de grado: Dr. Alfonso Valiente, Dr. Salvador Arias, Dr. Julio Campo, Dr. Lorenzo Vázquez y Dra. Ana Mendoza, por la revisión de esta tesis. Sus valiosas aportaciones, sin duda, ayudaron a mejorarla.

Agradezco a la Dra. Clara Tinoco por su gran apoyo, amistad, sus sabios consejos y gran disposición para ayudarme en todo momento. ¡Muchas gracias!

Agradezco al Dr. Alfonso Valiente, Dr. Julio Campo, Dra. Meli Mandujano y Dra. Ana Mendoza por haberme permitido integrarme a sus laboratorios y proveerme en ocasiones de un espacio para trabajar en el Instituto de Ecología.

Agradezco a José Martínez, María de los Ángeles Quintana y Anabel Díaz por su valiosa ayuda en campo y en laboratorio.

Los análisis biogeoquímicos se realizaron en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología UNAM, a cargo del Dr. Julio Campo, a quien le agradezco profundamente su confianza, amistad y la oportunidad de discutir sobre el tema en diversas ocasiones durante mi estancia en el laboratorio.

Agradezco al M.C. Enrique Solís Villalpando su gran ayuda en la determinación de nutrientes del suelo en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM.

Los análisis demográficos estuvieron a cargo del Dr. Héctor Godínez, a quien agradezco su apoyo, confianza, amistad y su valiosa ayuda en la preparación del manuscrito y capítulo dos de esta tesis.

Agradezco a la Dra. Enriquena Bustamante Ortega su apoyo brindado en la construcción de las matrices demográficas.

Agradezco profundamente al Dr. Jaime Roldán del Instituto de Geología – ERNO UNAM, por sus sabios consejos durante todo este tiempo y estar siempre al pendiente de mis avances. ¡Muchas gracias!

Agradezco a la Dra. Cristina Peñalba su apoyo brindado, sus consejos, lecciones y siempre con la mejor disposición. ¡Muchas gracias!

Agradezco a todo el personal que labora en el Instituto de Geología – ERNO UNAM, por su apoyo dentro de las instalaciones.

Agradezco a Fernando Platt, Héctor platt, Adolfo Cárdenas y Salvador Burruel por su valiosa ayuda en campo y habernos permitido trabajar en sus propiedades.

Agradezco profundamente a Patricia Martínez por su valiosa ayuda y siempre con la mejor disposición en apoyarme con cada trámite realizado en el posgrado.

Agradezco a Luguí Sortibrán Martínez por ayudarme en la última etapa de mi tesis a corretear y entregar papeles para solicitar mi examen de grado.

Agradezco a Carmen Ortega y Quena Bustamante, mis compañeras de trabajo y amigas, por sus consejos y darme su apoyo en todo momento. ¡Muchas gracias chamacas!

Agradezco a los Dres. Ricardo Clark y Cecilia Alfonso por su amistad y su valioso apoyo brindado en los inicios de mi tesis.

Agradezco al Ing. Martín Córdova Navarro por impulsarme en los inicios de mis estudios profesionales al fantástico mundo de las gramíneas.

Agradezco a mis compañeros y amigos de diversos laboratorios del Instituto de Ecología – D.F. UNAM: Juan Pablo Castillo, Luguí Sortibrán, Pedro Estrella, Adolfo Vital, Arnoldo Flores, Carlos Silva, Israel Carrillo, Lucía Plasencia, Erick García, Vinisa Saynes, Marilyn Bejarano, Rosita y Lilia Roa. Gracias por su amistad, discusiones académicas y por hacer más ameno el trabajo en el laboratorio durante mi estancia en México.

Agradezco a mis compañeros de laboratorio en Hermosillo: Antonia López, Gissel Sánchez, Alina Santos, Anabel Díaz, Ileem Aguilar, Kimberly Franklin, Aimee Orcí, Alfonso Medel, Román Rodríguez, José Martínez, Héctor López, David, Orlando Linares, José Said Gutiérrez y Adán Silva. Gracias por su amistad.

Agradezco a mis padres, Hilda Romero y Fernando Morales, por su apoyo infinito en todos los aspectos de mi vida, por forjarme en cada momento, por su fortaleza y ejemplo.

Agradezco a mis hermanos, Fernando, Jorge y Lilia y sus respectivas familias, por su apoyo constante durante todo este tiempo.

Agradezco a la familia Rico Andrade, por sus sabios consejos y apoyo en toda la realización de mi tesis. ¡Muchas Gracias!

Agradezco profundamente a Fabiola Rico, mi esposa, compañera y amiga. Gracias mi corazón por acompañarme siempre de la mano en todo este tiempo, tu paciencia, tu apoyo en cada momento y tu comprensión. ILY

Agradezco a mi pequeño Daniel Morales Rico, quien con solo una sonrisa me impulsa y me da fuerzas para lograr todo lo que me propongo. ¡Por ti chamaco!

"It is not the strongest of the species that survives,
nor the most intelligent,
but the one most responsive to change".

Charles Darwin

ÍNDICE DE CONTENIDO

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. ANTECEDENTES	7
4.1 Impactos ambientales en los ecosistemas terrestres convertidos a praderas de Pastos exóticos.....	7
4.2 Impacto a nivel poblacional	9
4.3 Impacto a nivel comunidad	10
4.4 Impacto a nivel ecosistema	11
4.5 Cambios en el microclima	12
4.6 La conversión en México.....	13
4.7 Objetivos.....	17
4.8 Descripción del área de estudio	18
4.9 Especies de estudio	20
4.9.1 <i>Pennisetum ciliare</i>	20
4.9.2 <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	22
5. CAPÍTULO I.- Soil carbon, nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico	24
6. CAPÍTULO II.- Buffelgrass land conversion affects the population dynamics of the columnar cactus <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> in northwestern Mexico	54
7. CAPÍTULO III.- Cambios en el microclima asociados a la conversión del matorral a pradera de buffel en el noroeste de México	65
8. DISCUSION GENERAL	93
8.1 Dinámica de nutrientes del suelo	94
8.2 Dinámica poblacional	97
8.3 Modificaciones en el microclima	100
9. PERSPECTIVA GENERAL	103
10. BIBLIOGRAFIA.....	105

1. RESUMEN

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), es una gramínea exótica que se introdujo a México con la finalidad de incrementar la producción de forraje para el ganado. En la región noroeste, miles de hectáreas de matorral han sido convertidas a praderas de este pasto; sin embargo, a pesar de la magnitud de conversión, desconocemos aspectos básicos de su impacto ecológico. En el presente estudio, se describen los efectos de la conversión en procesos biogeoquímicos, demográficos y microclimáticos en praderas de buffel del estado de Sonora. Para evaluar la biogeoquímica del suelo, se comparó la dinámica del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P), en una cronosecuencia de praderas de buffel (1-44 años) con matorrales adyacentes. Para el estudio demográfico, se midieron patrones de crecimiento, fecundidad y supervivencia de individuos de *Pachycereus pecten-aboriginum* clasificados por tamaños en parcelas permanentes, y además, se realizaron experimentos de germinación y supervivencia de plántulas. Para documentar los cambios estacionales ocurridos en el microclima local, utilizamos una descripción detallada que incluye un año de mediciones de humedad superficial y temperatura del suelo y del aire en una pradera de buffel y en un matorral adyacente. Los resultados obtenidos indican que la conversión a pradera no afectó la concentración de C y N del suelo. No obstante, la conversión afectó el N mineral y la respiración basal del suelo. Asimismo, con el tiempo de conversión (> 10 años), disminuyó la disponibilidad de P en el suelo. Los resultados demográficos indican que la población de *P. pecten-aboriginum* del matorral, presenta una $\lambda \geq 1$ para ambos periodos de estudio. Simulaciones matriciales, sugieren una disminución poblacional en la pradera cuando se afecta la supervivencia de plantas adultas. Los experimentos de regeneración revelaron que las plántulas de esta cactácea no pueden establecerse en la

pradera debido a la alta radiación solar y el pisoteo por el ganado. Los resultados sobre el microclima muestran que durante el período invernal, las diferencias entre el matorral y la pradera fueron más pronunciadas para las temperaturas máximas del suelo. Por su parte, la humedad del suelo del matorral mostró valores más altos que el suelo de la pradera. Los resultados obtenidos, fueron discutidos en un contexto general sobre los efectos ecológicos de la conversión de matorrales a praderas de buffel. La conversión a pradera afecta la dinámica de nutrientes del suelo, la dinámica poblacional de una planta nativa que persiste en la pradera y el microclima del lugar. Con esta evidencia, es crucial desarrollar planes de conservación y restauración que garanticen la permanencia de los ecosistemas nativos en el desierto Sonorense.

2. ABSTRACT

Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*), is an exotic grass that was introduced to Mexico in order to increase forage production for livestock. In northwestern Mexico, thousands of hectares have been converted to buffelgrass pastures; however, despite this large-scale conversion, little is known about its ecological impact. The present study describes the effects of land conversion on biogeochemical processes, the population dynamics of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* and microclimatic changes in buffelgrass pastures of Sonora. To assess biogeochemical processes, we compared the dynamics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in a gradient of buffelgrass establishment (1-44 years) paired with adjacent natural thornscrub. For the population study, patterns of growth, fertility and survival of individuals of *P. pecten-aboriginum* were measured on permanent plots, and also we set up an experiment to evaluate germination and seedling survival. In order to document seasonal changes in the local microclimate, we use a detailed description that includes one year of measurements of surface moisture and soil and air temperature in a buffelgrass pasture and in an adjacent natural thornscrub. The results indicate that land conversion did not affect the concentration of soil C and N. However, land conversion affects mineral N and basal soil respiration. Also, over longer conversion periods (> 10 years), P availability declined in older buffelgrass pastures. The study of population dynamics suggests that in the thornscrub, *P. pecten-aboriginum* has a $\lambda \geq 1$ for both study periods. The numerical simulations suggest a decreasing population only when adult survival is affected. Our regeneration experiments revealed that seedlings were not able to establish under the pasture due to high solar radiation and trampling by cattle. Our microclimatic results suggest that temperature differences between sites were more

pronounced during the cold season. On the other hand, soil moisture from the thornscrub showed higher values than soil from buffelgrass pasture. These results are discussed within a general framework of the ecological effects of buffelgrass land conversion in Sonora, Mexico. Land conversion affects soil nutrients, the population dynamics of a native plant that persists in pastures and the local microclimate. With this evidence, it is crucial to develop conservation and restoration plans to ensure the permanence of native ecosystems in the Sonoran desert.

3. INTRODUCCIÓN

La vegetación natural juega un papel importante en la regulación de diversos procesos ecológicos, biofísicos e hidrológicos. Su importancia resulta evidente ya que la conversión de comunidades naturales a praderas acarrea una serie de cambios como la alteración del ciclo de los principales nutrientes del suelo, pérdidas de nutrientes en pie, reducciones en la infiltración del agua en el suelo e incrementos en la erosión (Asner *et al.* 2004). Los sistemas de pastoreo ocupan cerca del 25% de la superficie de la tierra y constituyen la causa mas importante de cambio de uso del suelo (Asner *et al.* 2004). En la actualidad existe una gran variación en el porcentaje de vegetación original que se deja en las praderas y el impacto de la conversión depende en parte del grado de modificación de la vegetación. Sin embargo, muy pocos estudios han documentado con detalle la dinámica de la vegetación original que persiste en las praderas que se usan como sistemas de pastoreo.

En México, se estima que en los años ochentas, más de 600,000 hectáreas fueron deforestadas anualmente alcanzando una tasa anual de deforestación que superó el 1% (Maserá *et al.* 1997). La pérdida de las comunidades naturales en nuestro país ha sido en gran medida consecuencia de la conversión a praderas para las actividades ganaderas (Maserá *et al.* 1997). Los efectos de esta conversión se han documentado principalmente en los ecosistemas tropicales de la costa del Pacífico (Trejo y Dirzo 2000). Sin embargo, la conversión de los matorrales xerófilos a praderas apenas empieza a documentarse (Castellanos-Villegas *et al.*, 2002; 2010; Franklin *et al.*, 2006). La evidencia disponible indica que estos ecosistemas desérticos han sido transformados rápidamente, con lo cual el paisaje original se ha convertido en un mosaico de praderas de cultivo (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). En su mayoría, las praderas inducidas con esta finalidad son

monoespecíficas y es utilizada una especie exótica conocida como el zacate buffel (*Pennisetum ciliare* [L.] Link). Durante los desmontes para el establecimiento de esta gramínea proveniente de África, son eliminadas hierbas, arbustos y una gran cantidad de cactáceas y árboles nativos provocando grandes pérdidas de diversidad vegetal y afectando diversos procesos ecológicos. Se ha documentado que esta conversión, involucra modificaciones en la biogeoquímica del suelo, alteraciones en diversos parámetros poblacionales y cambios en las condiciones microclimáticas del lugar (Castellanos-Villegas et al., 2010). Desafortunadamente, los impactos ecológicos que resultan de la conversión a praderas de buffel no han sido estudiados adecuadamente. A pesar del gran interés que existe hoy en día en el estudio de los efectos de la conversión, nuestro conocimiento actual es aún escaso, y en ocasiones los resultados son contradictorios. En este trabajo se documenta el impacto que tiene la conversión de comunidades naturales a praderas sobre: a) los nutrientes del suelo, b) la dinámica poblacional de una cactácea columnar que persiste en las praderas de buffel y finalmente, c) el microclima del lugar. Este trabajo, aborda aspectos biogeoquímicos, demográficos y microclimáticos, con la finalidad de tener una comprensión integral de la influencia que ocasiona la conversión de los matorrales a praderas de buffel en la región sonoreense.

4. ANTECEDENTES

4.1 Impactos ambientales en los ecosistemas terrestres convertidos a praderas de pastos exóticos

Actualmente los ecosistemas terrestres están expuestos a diferentes tipos de perturbación, los cuales han modificado el ambiente y reducido la diversidad biológica en una escala mundial (Vitousek *et al.*, 1997). Entre los cambios de mayor importancia se encuentra la conversión de la vegetación natural a praderas de pastos con fines ganaderos, los cuales han provocado serias modificaciones en la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas naturales (Foley *et al.*, 2005). La conversión a praderas se distingue como el cambio de uso de suelo más extenso en el mundo debido a que esta perturbación se ha incrementado cerca de 600% durante los últimos tres siglos (Goldewijk *et al.*, 1997). En la actualidad, se estima que las praderas de pastos exóticos ocupan cerca de 33 millones (M) de km², lo cual equivale al 25% de la superficie terrestre (Asner *et al.*, 2004). Entre los países con mayor superficie convertida a praderas para uso ganadero se encuentran: Australia (4.4 M km²), China (4.0 M km²), Estados Unidos (2.4 M km²), Brasil (1.7 M km²), y Argentina (1.4 M km²) (Asner *et al.*, 2004). La evidencia disponible indica que esta conversión desempeña un papel central en la alteración de la estructura biofísica de los ecosistemas. Además, en los lugares donde ocurre, existe evidencia sólida de diversas alteraciones ecológicas, las cuales se manifiestan como una cascada de cambios que poco a poco conducen al deterioro del ecosistema (ver referencias en Asner *et al.*, 2004; Fig. 1).

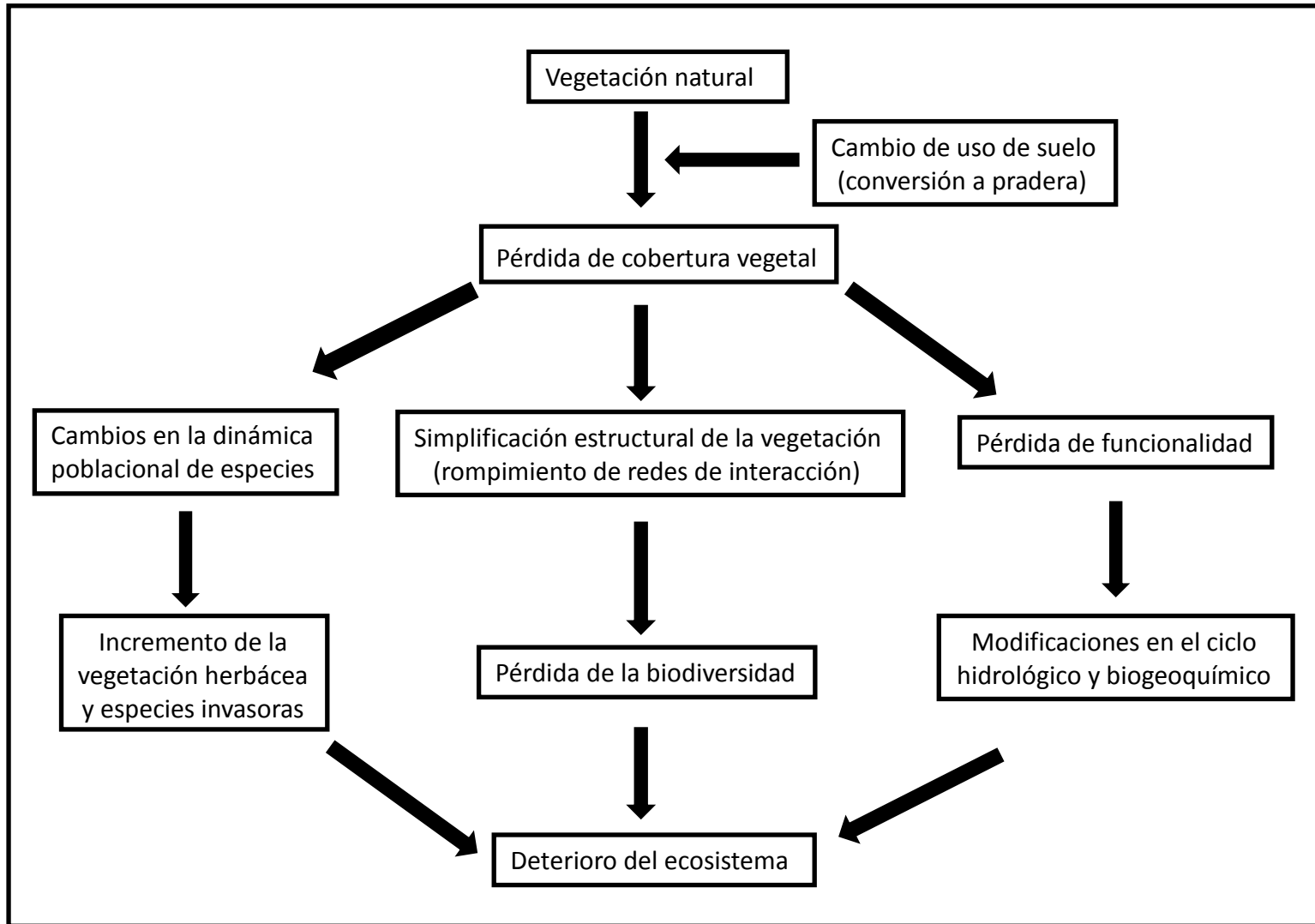


Fig. 1. Consecuencias ecológicas de la conversión de la vegetación natural a praderas de pastos (Modificado de Arriaga, 2009).

Los cambios ocasionados por la conversión llegan a influenciar de manera directa e indirecta los procesos ecológicos, que a su vez modifican el funcionamiento del sistema. A pesar de que no todos los efectos de la conversión son del todo conocidos, algunos se encuentran bien documentados. Por un lado, se conocen diversos cambios en los procesos biológicos que operan en los diferentes niveles de organización: poblacional, comunidad y ecosistema. En el nivel poblacional, uno de los efectos de la conversión ocurre en los procesos de regeneración natural de especies nativas, que se refleja en modificaciones de la abundancia, el crecimiento poblacional y su permanencia en las praderas activas (Groom, 2001). A nivel de comunidades, el efecto es en la pérdida de composición y diversidad de especies, mientras que a nivel de ecosistema, ocurren modificaciones directas en su funcionamiento y los ciclos biogeoquímicos (Matson *et al.*, 1997). Por otra parte, se distinguen los cambios en los procesos de intercambio de energía que afectan el balance de la energía superficial y el microclima del lugar (Asner *et al.*, 2004). No obstante lo anterior, los cambios en los procesos ecológicos que resultan de la conversión pueden ocurrir de forma inmediata o en años posteriores, y estar directa o indirectamente relacionados entre sí; sin embargo, en cualquier situación es difícil predecir su magnitud y sus efectos en el largo plazo.

4.2 Impacto a nivel poblacional

En el nivel poblacional, los cambios asociados con la conversión pueden afectar procesos demográficos como el establecimiento, el crecimiento, la supervivencia y la reproducción individual, y por tanto afectar el tamaño poblacional dentro de cualquier ecosistema alterado. Distintos estudios han demostrado que la eliminación de la cubierta vegetal afecta negativamente la abundancia y estructura poblacional de las especies de plantas que

persisten en las praderas (Asner *et al.*, 2004). Igualmente, la reproducción y regeneración de las especies de plantas se ven seriamente afectadas (Miller, 1999; Quesada *et al.*, 2003). Las condiciones ambientales de las praderas establecidas pueden afectar negativamente el reclutamiento de nuevos individuos a la población (Holl, 1999). No obstante, actualmente pocos estudios han analizado el efecto de la conversión de la vegetación natural sobre la dinámica poblacional de las especies de plantas que persisten en los ecosistemas alterados. El estudio del posible efecto de la conversión a través de estudios demográficos permitiría determinar la estructura y el comportamiento poblacional, mediante la estimación de la distribución estable de edades y la tasa finita de crecimiento poblacional. Además permitiría identificar las etapas del ciclo de vida con el mayor efecto sobre la tasa de crecimiento de la población (Silvertown *et al.*, 1993, Schemske *et al.*, 1994, Caswell, 2001). Sin embargo, en los matorrales xerófilos o espinosos, existe muy poca información sobre los procesos de regeneración de plantas que persisten después de la conversión. Un estudio previo en el desierto Sonorense, en praderas destinadas a la ganadería, indica que la conversión impide la regeneración de plántulas (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008). Así mismo, se tiene evidencia de que arboles y cactus columnares que persisten en las praderas, se caracterizan por una estructura poblacional donde predominan únicamente los individuos adultos (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008).

4.3 Impacto a nivel comunidad

En el nivel de comunidad se ha documentado que, tanto en selvas altas como en selvas bajas, se reduce significativamente la diversidad de especies de plantas como resultado de la conversión (Guevara *et al.*, 1994; Miller y Kauffman, 1998), pues durante ésta se elimina un porcentaje considerable de la vegetación original. En estos ecosistemas, las áreas

convertidas a praderas con fines ganaderos se encuentran en su mayoría desprovistas de árboles y extremadamente pobres en especies de plantas, disminuyendo con ello la heterogeneidad estructural del lugar (Guevara *et al.*, 1992; 2005). De igual forma, en los matorrales xerófilos y en el matorral espinoso del norte de México, existe evidencia de que la conversión a praderas con fines ganaderos reduce la diversidad de especies de plantas (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010; Franklin y Molina-Freaner, 2010). Un estudio preliminar sobre la riqueza de especies de plantas en áreas convertidas, mostró que la diversidad de especies es menor en las praderas que en áreas sin perturbación (Saucedo-Monarque *et al.*, 1997). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre el impacto de la conversión a nivel de comunidad en las zonas áridas dista mucho de ser adecuado, sobre todo si se compara con la evidencia disponible para otras áreas del mundo. Por ejemplo, en Australia se tiene muy bien documentado el impacto que ha tenido la conversión de la vegetación natural a praderas. Esto incluye la documentación del impacto de la conversión sobre la composición, estructura y diversidad de los diferentes grupos de plantas (Fairfax y Fensham, 2000; Jackson, 2005).

4.4 Impacto a nivel ecosistema

En el nivel ecosistémico, una de las pérdidas funcionales en el sistema que resulta de la conversión involucra la forma y estabilidad del suelo, que en consecuencia, origina modificaciones en el ciclo biogeoquímico (Schlesinger *et al.*, 1990). Con la conversión a praderas, se inicia una serie de cambios que incluyen la perturbación del suelo, la pérdida de cobertura vegetal, disminuciones en la infiltración y aumentos en el escurrimiento, lo cual, en conjunto, afecta negativamente los procesos biogeoquímicos (Maass *et al.*, 2002). Como resultado, diversos autores han detectado modificaciones importantes en las

propiedades físico-químicas y biológicas del suelo como: ganancias y pérdidas en las concentraciones de carbono (C) y nitrógeno (N) (Fearnside y Barbosa, 1998; Post y Kwon, 2000; Conant *et al.*, 2001), modificaciones en la materia orgánica (García-Oliva *et al.*, 1994) y cambios en la densidad aparente del suelo (García-Oliva y Maass, 1998). Igualmente, existe evidencia de degradación biológica del suelo (Maass *et al.*, 2002) y de cambios en los mecanismos de protección de nutrientes (Singh *et al.*, 1991; Castellanos *et al.*, 2001). Así mismo, se ha documentado que la disponibilidad de nutrientes en el suelo puede verse afectada por el tiempo transcurrido desde la conversión debido a la reducción gradual de los elementos nutritivos a causa del mal manejo (Chan *et al.*, 1992; DeLuca y Keeney, 1993). La mayor parte de estos cambios se han documentado en los bosques tropicales, donde se ha llevado a cabo una intensa exploración de los efectos de la conversión y el resultado más relevante indica reducciones en los almacenes de C del suelo en las praderas (Srivastava y Singh, 1991; Jaramillo *et al.*, 2003). Se ha sugerido que las pérdidas de este nutriente pueden ocurrir a los pocos años y su magnitud puede variar con el clima, el tipo de suelo, las prácticas de manejo y el tiempo desde la conversión (Davidson y Ackerman, 1993; Bruce *et al.*, 1999). No obstante, en el caso de los ecosistemas desérticos, el conocimiento sobre los efectos de la conversión a nivel ecosistémico es todavía insuficiente.

4.5 Cambios en el microclima

El balance de energía en un ecosistema convertido a pradera, es muy diferente de aquél con la cobertura vegetal original. Cuando la vegetación natural es eliminada, surgen cambios inmediatos en las propiedades térmicas del suelo, ya que aumenta la superficie desprovista de vegetación (Balling *et al.*, 1998). Con este cambio en la cubierta vegetal, se han

documentado alteraciones en el balance energético y modificaciones asociadas al balance del agua, específicamente en la evapotranspiración (ET), la humedad disponible y los procesos de infiltración y escorrentía (Bonan, 2002; Betts, 2011; Wolf *et al.*, 2011). En cuanto a los cambios en el balance de agua, se reporta que ocurren pérdidas considerables en la humedad del suelo debido al aumento en el escurrimiento luego de haber reducido la cubierta vegetal (Twine, 2004). Con relación al balance energético, diversos estudios sobre los efectos de la conversión han encontrado modificaciones en la transferencia de calor y cambios sobre los flujos de calor sensible (CS) y latente (CL), que modifican la temperatura del lugar (Goel y Norman, 1992; Giambelluca *et al.*, 2000; Twine *et al.*, 2004). Sin embargo, existe evidencia de que ambas modificaciones (en el balance energético y balance de agua) ocurren de forma simultánea, y su magnitud dependerá de las condiciones climáticas locales y de la estacionalidad (Shukla *et al.*, 1990; Costa y Foley, 2000; Bounoua *et al.*, 2002).

4.6 La conversión en México

En México, la conversión de la vegetación natural a praderas de pastos ha tenido un incremento sustancial durante las últimas décadas (Castellanos-Villegas *et al.*, 2002; 2010). Actualmente, sus efectos se reconocen como la principal causa de degradación de nuestros bosques y una de las mayores amenazas a la biodiversidad (Maass *et al.*, 1995; Jaramillo *et al.*, 2003; Arriaga, 2009). La conversión a praderas afecta a casi todos los tipos de vegetación del país, aunque los ambientes secos se distinguen por ser de los más afectados debido a su composición particular de especies (Arriaga, 2009). Se ha documentado que en un periodo de 32 años (1970-2002), poco más de 3 millones de hectáreas de matorral xerófilo fueron convertidos a terrenos pecuarios o agrícolas (Sánchez-Colón *et al.*, 2009).

En la región noroeste, particularmente en el estado de Sonora, el establecimiento de praderas de pastos involucra el desmonte de grandes extensiones de terreno (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). Durante este proceso, gran parte de la vegetación nativa es eliminada de manera selectiva, ya que sólo persisten algunos árboles adultos y cactáceas columnares de tamaño considerable para el sesteo del ganado (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008). En su mayoría, los pastizales cultivados son monoespecíficos y se utiliza una especie exótica, el zacate buffel (*Pennisetum ciliare* [L.] Link) como producción de alimento para ganado (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). Esta gramínea, es una especie nativa del sur de Asia y este de África, la cual en 1954 se transportó por primera vez a México, y desde entonces, se cultiva en extensas superficies a lo largo de las costas este y oeste del país (Ibarra *et al.*, 1995; Martín *et al.*, 1995). En Sonora, se calcula que 1.6 millones de hectáreas fueron desmontadas y sembradas con este pasto, lo cual representa el 10% de la superficie total del estado (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). La información disponible documenta que la conversión a praderas de buffel tiene consecuencias evidentes en la estructura del paisaje (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). Conjuntamente, esta conversión modifica las condiciones microclimáticas del lugar y afecta la disponibilidad de recursos limitantes como el agua y los nutrientes del suelo (Castellanos-Villegas *et al.*, 2002). Además, existe evidencia de alteraciones en parámetros poblacionales como la supervivencia y estructura de edades de las especies nativas que persisten en las praderas (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008). Desafortunadamente, los impactos ecológicos que resultan de la conversión no han sido estudiados adecuadamente. Por ejemplo, los estudios previos sobre los nutrientes del suelo comparan solamente una pradera con un matorral o cuando se han incluido varias praderas, no se ha documentado adecuadamente la

variabilidad dentro de ellas (ver Ibarra et al., 1995). Igualmente, no existen estudios que evalúen las consecuencias de la conversión sobre la dinámica poblacional de las especies nativas, su permanencia y su regeneración en los sitios de pradera. Además, los estudios previos sobre el microclima de las praderas se restringen a períodos breves de tiempo (ver Castellanos-Villegas et al., 2010). Por esta razón, en este trabajo se documenta la influencia de la conversión de la vegetación natural a praderas de zacate buffel en diversos procesos ecológicos con el fin de desarrollar estrategias que minimicen el impacto provocado por el establecimiento de esta gramínea exótica.

El trabajo aborda aspectos biogeoquímicos, demográficos y microclimáticos, con la finalidad de tener una comprensión integral de la influencia que tiene la conversión de matorrales a praderas de buffel en la región sonorense. Por un lado, se estima, de manera general, el impacto que tiene la conversión en los nutrientes del suelo a través de una cronosecuencia de 11 praderas de zacate buffel con sus respectivos matorrales adyacentes, a fin de conocer los efectos de la conversión sobre algunas características de los suelos. Por otro lado, se determina específicamente el impacto que tiene la conversión en la dinámica poblacional de una cactácea columnar que los ganaderos dejan en las praderas. Además, se evalúa la remoción y germinación de semillas, y la supervivencia de plántulas, con el fin de determinar los mecanismos que afectan la regeneración de esta cactácea columnar en las praderas. Finalmente, se documenta y compara el microclima de un matorral natural y una pradera de buffel, utilizando datos de humedad y temperatura del suelo y del aire durante un año con el fin de evaluar cómo responde el microclima a la conversión.

La integración de diversas herramientas en esta investigación permitirá aportar evidencia sobre los efectos de la conversión de la vegetación natural a praderas de buffel en tres

procesos ecológicos: biogeoquímicos, demográficos y microclimáticos. Con la exploración de la influencia en los nutrientes del suelo, se establecerá una línea base de investigación en la región que podrá explicar la tendencia de los posibles cambios en el C (carbono), N (nitrógeno) y P (fósforo) que resulten de la conversión. El estudio en escala poblacional de una cactácea columnar nativa que persiste en las praderas de buffel, permitirá evaluar el efecto de la conversión en la regeneración de la población y en la supervivencia de los individuos, y las limitaciones en el crecimiento poblacional de esta especie. Por último, con la exploración de los cambios microclimáticos, se conocerán las posibles variaciones en la humedad y la temperatura del suelo y del aire como respuesta a los efectos de la conversión, además de sus implicaciones biológicas en una escala local. La integración de toda esta información, sin duda, permitirá contar con un cuerpo sólido de conocimientos sobre el impacto de la conversión en la región centro oriental del estado de Sonora.

De acuerdo con lo anterior, este trabajo se realizó siguiendo tres líneas principales de investigación; cada una constituye un capítulo como se describe a continuación:

- Capítulo 1. Soil carbon, nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico. El objetivo de este capítulo fue determinar los efectos de la conversión en la dinámica del C, N y P del suelo. En particular, el estudio de estos nutrientes nos permitió evaluar su dinámica dentro del sistema. Con ello se pretende interpretar desde una perspectiva funcional, los procesos biogeoquímicos asociados a la conversión de los matorrales con fines pecuarios.
- Capítulo 2. Buffelgrass land conversion affects the population dynamics of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in northwestern Mexico. El objetivo de este capítulo fue evaluar el comportamiento demográfico de una especie nativa que

persiste en las praderas de zacate buffel. Con ello se determinó la tasa de crecimiento poblacional de la cactácea columnar *P. pecten-aboriginum* en el matorral y, a través de simulaciones numéricas, su estatus poblacional en la pradera. Además, se realizaron experimentos de germinación, remoción de semillas y supervivencia de plántulas con la finalidad de evaluar los mecanismos que afectan la regeneración de este cacto en las praderas de buffel.

- Capítulo 3. Cambios en el microclima asociados a la conversión del matorral a pradera de buffel en el noroeste de México. El objetivo de este capítulo fue describir las diferencias estacionales en la humedad y la temperatura del suelo y del aire entre la pradera de buffel y un matorral natural adyacente. En particular, el estudio de estos procesos en una escala local nos permitió evaluar los cambios en el nivel microclimático que surgen de forma inmediata como consecuencia de la conversión.

4.7 OBJETIVOS

Para realizar este trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

Objetivo general

Diagnosticar los efectos de la conversión del matorral natural a praderas de buffel sobre diversos procesos ecológicos en la región centro oriental del estado de Sonora.

Objetivos específicos

Determinar el efecto de la conversión de la vegetación natural a praderas de buffel sobre:

- a) las características biogeoquímicas del suelo.
- b) la dinámica poblacional de una cactácea columnar que persiste en las praderas.
- c) aspectos microclimáticos del lugar.

4.8 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en la región centro oriental del estado de Sonora, en un área comprendida entre dos localidades: San José de Pimas ($28^{\circ} 43' N$, $110^{\circ} 21' O$) y Tecoripa ($28^{\circ} 37' N$, $110^{\circ} 02' O$) (Fig. 2).

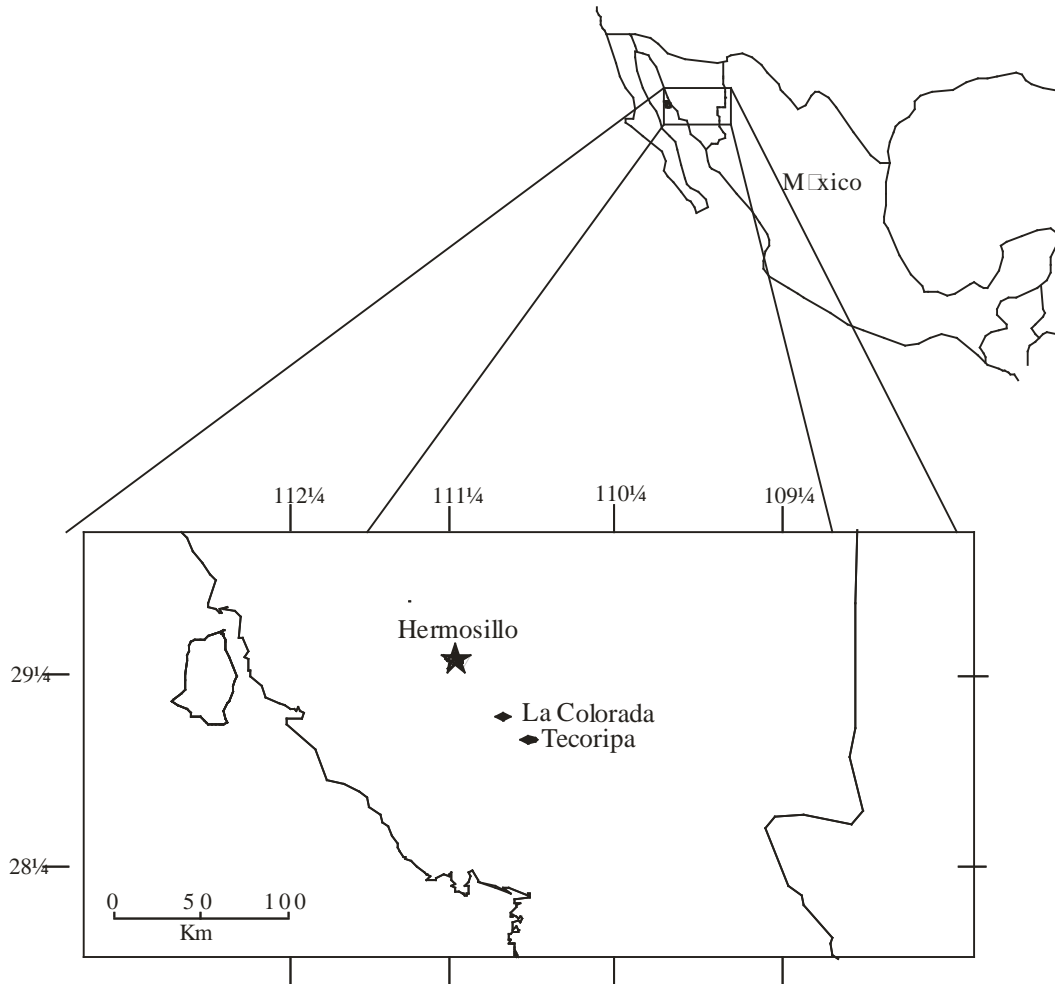


Fig. 2. Localización de los sitios de estudio dentro del estado de Sonora.

El área de estudio se encuentra a una altura de 350-400 metros, la temperatura media anual varía entre $22^{\circ} C$ y $23^{\circ} C$ (1982-2007) y la precipitación media anual varía entre 498 (± 48.1) mm para San José de Pimas y 564 (± 31.2) mm para Tecoripa; en esta área, el 80%

de la precipitación anual cae entre los meses de julio a septiembre (1982-2006, Comisión Nacional del Agua, Delegación Hermosillo, Sonora). Los meses de abril y mayo son considerados como los más secos del año, y las heladas ocurren ocasionalmente en los meses de febrero y marzo (Turner y Brown, 1994). En la región, el material parental está constituido por rocas sedimentarias del período Terciario (INEGI, 1988). Los suelos dominantes son regosoles y litosoles con xerosol lúvico y feozem haplico (INEGI, 1988). En la región, el tipo de vegetación dominante es el matorral espinoso (Martínez-Yrizar *et al.*, 2010), caracterizado por cactáceas columnares [*Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum, *S. alamosensis* (Coulter) Gibson & Horak, y *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose], y especies arbóreas [*Cercidium praecox* (Ruíz & Pav.) Harms, *C. microphyllum* (Torr.) Rose & Johnston, *Prosopis glandulosa* Torrey, *Olneya tesota* A. Gray, *Jatropha cordata* (Orteg.) Muell., *Ipomoea arborescens* (Hum. & Bonpl.) G. Don, y *Guaiaacum coulteri* A. Gray] (ver Turner *et al.*, 1995).

En el área de estudio el principal uso del suelo es pecuario, de carácter extensivo (ej. Rancho "El Diamante"; Fig. 3). En esta región se establecen praderas de zacate buffel desde la década de los sesentas (Platt-Olivares, com. pers.). Por lo general, las praderas de buffel son auto-sostenibles al poco tiempo de la conversión, cuando el pastoreo no es intensivo. Sin embargo, en condiciones de pastoreo excesivo, las praderas dejan de ser productivas y muestran rápidamente condiciones de invasión por arbustos o de extrema degradación (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). Los efectos de la conversión en diversos procesos ecológicos han sido documentados en diferentes trabajos (ver inciso 3.6 *La conversión en México* en este texto).



Fig. 3. Imágen satelital del Rancho "El diamante", municipio La Colorada, Sonora. Se observa la conversión del matorral natural a pradera de buffel.

4.9 *Especies de estudio*

4.9.1 *Pennisetum ciliare*

El zacate buffel (*P. ciliare*; Fig. 4) es una gramínea perenne proveniente del sur de África, India e Indonesia (Cox *et al.*, 1988; Ibarra *et al.*, 1995; Búrquez *et al.*, 1998; Castellanos-Villegas *et al.*, 2002). En 1946, el zacate buffel fue introducido en el sur de Texas a partir de material proveniente de África (Ibarra *et al.*, 1987, Martín *et al.*, 1995, PATROCIPES, 1995). Posteriormente, el Servicio de Conservación de Suelos del Departamento de Agricultura (NRCS-USDA) liberó una variedad de buffel denominado T-4464, que dio origen en 1949 al inicio de la colonización en Norteamérica (Holt, 1985, Ibarra *et al.*, 1995, PATROCIPES, 1995, Castellanos *et al.*, 2002). En 1954, la semilla fue transportada por primera vez a México y desde entonces se ha establecido en extensas superficies a lo largo de las costas este y oeste del país (PATROCIPES, 1995, Ibarra *et al.*, 1995, Martín *et al.*, 1995, Castellanos *et al.*, 2002).



Fig. 4. Zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) en el sitio de estudio.

Esta gramínea exótica crece en respuesta a las lluvias de verano y puede alcanzar alturas superiores a 1.5 m. Sus tallos son articulados y nacen de una corona nudosa en la base de la planta. Los tallos son alargados y suaves con bases engrosadas, por lo que almacenan más carbohidratos que otras especies de pastos y pueden rebrotar después de heladas o sequías (Ayensa *et al.*, 1981). Las láminas (hojas) del buffel son planas y lineales con pubescencia desde la base, miden de 3 a 10 mm de ancho y de 7 a 30 cm de largo. Su sistema radicular es profundo y fuerte, y posee rizomas cortos. Su inflorescencia es una espiga cilíndrica densa, generalmente flexible de 2 a 12 cm de longitud conocida como panícula y su reproducción es por semillas (apomixis). Las semillas se encuentran encerradas dentro de un flósculo (pequeña flor compuesta) que contiene varias espiguillas. Estos flósculos pueden estar solitarios o agrupados de 2 a 7 conjuntos y por lo regular, se encuentran unidos al tallo de la panícula sin ninguna extensión, llegan a medir de 5 a 10 mm (Ayensa *et al.*, 1981).

4.9.2 *Pachycereus pecten-aboriginum*

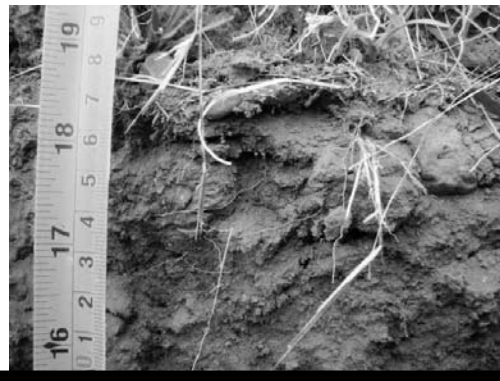
El etcho (*P. pecten-aboriginum*; Fig. 5) es un cactus columnar que persiste en las praderas de buffel. Estudios previos sobre esta planta nativa indican que la abundancia de adultos es similar entre praderas y matorrales pero la estructura poblacional es diferente ya que solo persisten individuos adultos y no existe evidencia de regeneración en las praderas (Morales-Romero y Molina-freaner, 2008). Asimismo, estos individuos adultos de las praderas producen semillas al igual que en el matorral, pero el reclutamiento se ve limitado por el zacate buffel y el pastoreo. De igual forma, se tiene conocimiento de que estos individuos adultos llegan a persistir varios años pero se desconoce su vida media bajo las condiciones de las praderas.



Fig. 5. *Pachycereus pecten-aboriginum* en el área de estudio.

Esta cactácea columnar llega a tener una altura mayor a los 12 m. Cada una de sus ramas erectas o ascendentes tiene de 10 a 12 costillas. Las espinas son de 1 cm de largo y están arregladas en grupos de 8 a 12. Las flores son blancas, de 5 a 7.5 cm de largo. Las plantas inician su floración a partir del mes de enero y terminan a finales de la primavera (Turner *et al.*, 1995). Las flores son polinizadas por aves en las poblaciones del norte de su distribución y por murciélagos nectarívoros en los bosques tropicales (Molina-Freaner *et al.*, 2004; Valiente-Banuet *et al.*, 2004). Los frutos están rodeados por una densa capa de cerdas no mayores que 6 cm (Turner *et al.*, 1995), poseen una pulpa de color rojo (Paredes *et al.*, 2000), y maduran en los meses de junio y julio. La germinación de las semillas ocurre durante las lluvias de verano (Turner *et al.*, 1995). Esta planta tiene la distribución más amplia en México, dentro de las cactáceas columnares, pues abarca desde el istmo de Tehuantepec (ca. 16° N) en Oaxaca (Bravo-Hollis, 1978; Gama, 1994), hasta la parte central de Sonora (ca. 29° N) y sur de Baja California (Turner *et al.*, 1995). En Sonora, es una planta dominante en la selva baja caducifolia y está asociada con otros cactus columnares, especialmente con *Stenocereus thurberi* (Paredes *et al.*, 2000).

5. Capítulo I



CAMBIOS EN EL C, N Y P DEL SUELO ASOCIADOS A LA CONVERSIÓN DEL MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL EN EL NOROESTE DE MÉXICO.

Resumen

Durante las últimas décadas, los ecosistemas áridos del noroeste de México han estado bajo una fuerte presión de deforestación causada por la conversión a praderas de buffel para uso ganadero. En este trabajo se compara la dinámica del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en una cronosecuencia de praderas de zacate buffel con matorrales adyacentes en el estado de Sonora. Se analizó el C orgánico del suelo, el N total, el P total, el carbono microbiano de la biomasa del suelo (CMBS), las formas inorgánicas del N (NO_3^- y NH_4^+), la respiración basal del suelo (RBS), y el P disponible, en muestras colectadas durante las estaciones seca y lluviosa en praderas de buffel y en matorrales adyacentes. La concentración del COS no fue afectada por la conversión a praderas ni por la estacionalidad. Se detectaron diferencias significativas en la concentración de N total y en la proporción C:N entre estaciones. La conversión a praderas tuvo un efecto significativo en la concentración de ambas formas inorgánicas del N, así como en el CMBS. La evaluación de la influencia del tiempo de conversión detectó diferencias significativas solo para el N y P total. Nuestros resultados indican que algunos nutrientes de los suelos de las praderas de buffel son afectados por la conversión. Algunos de estos cambios en la fertilidad del suelo podrían estar asociados al tipo de manejo existente en las praderas.

Palabras clave: *Pennisetum ciliare*, zonas áridas, cambio de uso de suelo, ciclo de nutrientes, pastoreo, Sonora.

Manuscrito: “Morales-Romero, D., Campo-Alves, J., Godínez-Álvarez, H., Molina-Freaner, F. Soil carbon, nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico”. Sometido a: *Journal of Arid Environments* (en proceso de revisión).

**SOIL CARBON, NITROGEN AND PHOSPHORUS CHANGES FROM
CONVERSION OF THORNSCRUB TO BUFFELGRASS PASTURE IN
NORTHWESTERN MEXICO**

Daniel Morales-Romero^a, Julio Campo-Alves^b, Héctor Godínez-Álvarez^c and

Francisco Molina-Freaner^{a*}

^aDepartamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 83250, México.

^a: dmorales@ecologia.unam.mx, ^{a*}: freaner@unam.mx

^bDepartamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Coyoacán 04510, México, D. F. México.

jcampo@ecologia.unam.mx

^cUnidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 314, Estado de México, México.

chanogod@yahoo.com

Corresponding author:

Francisco Molina-Freaner

Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 83250, México.

Telephone/Fax: 011 52 (662) 2139303

e-mail: freaner@unam.mx

ABSTRACT

Land conversion to pastures is usually associated with significant changes in soil nutrients. We investigated the effects of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) pasture conversion on soil carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) dynamics to understand the effects of disturbance on soil nutrient in a Sonoran landscape. We studied 11 sites that formed a gradient (> 40 yr.) of buffelgrass establishment history in Sonora, Mexico, where buffelgrass establishment has been practiced for at least 50 yr. Soil organic C, total N and P, microbial biomass C, available P, and mineral N concentrations and basal soil respiration, were measured in samples collected during the dry and rainy seasons in buffelgrass pastures and undisturbed thornscrub. The expected pattern of decreasing soil organic C, and total N and P under buffelgrass pastures did not occur. However, change in land use decreased the mineral N concentrations and basal soil respiration. Over longer periods (pastures > 10 yr.), P availability decreased, suggesting a potential P-limitation for the sustainability of long-term buffelgrass pastures in Sonora. This study suggests that the P limitation may serve as important controls on ecosystem nutrient cycling in natural vegetation and recovery of these thornscrubs after buffelgrass pasture establishment for cattle ranching.

Key words: *Pennisetum ciliare*; dryland soils; land use change; nutrient cycling; cattle ranching; Sonora.

1. INTRODUCTION

Drylands cover 40% of the terrestrial surface (Safriel et al., 2005). About a third of the world's population (two billion people) live in drylands, and about half of them depend on rural livelihoods (Stafford-Smith et al., 2009). Thus, dryland regions have undergone intense land use change, ranging from widespread shifting cultivation agriculture to land clearing for intensive cattle ranching. These land uses alter the structure and function of native vegetation producing a mosaic of land uses of different ages and often generate new feedbacks in terms of subsequent human use. Consequently, a major goal in assessing environmental change is to understand how biogeochemical processes respond to land use change, emphasizing the potential of a human dominated landscape to sustain continuous human use. However, successful management and aridland vegetation regeneration plans require knowledge on how well the nutrient cycling, soil conditions and fertility are affected by the continuation of land use practices.

An extensive exploration of the effects of land cover change for grazing systems on the ecosystem biogeochemistry has been carried out, in particular on the fertility of soils (Asner et al., 2004; Foley et al., 2005; Palm et al., 2007). These effects may be related with original fertility of soils (Post and Kwon, 2000; Conant et al., 2001). In particular, grazing areas in thornscrub and desert biomes occurs on the less fertile soils, most of which have low organic matter and plant available nutrient contents (Geist and Lambin, 2004; D'Odorico and Porporato, 2006; Reynolds et al., 2007). This low fertility of soil in aridlands probably represents a significant factor for long-term sustainability of managed grazing system and for the regeneration of desert and thornscrub vegetation and functioning of the ecosystem. Although dryland biomes are the regions with lowest terrestrial global

productivity (Roy et al., 2001); on average, 65% of their areas are under rangeland use.

The central issue in dry rangelands is the same as in other ecosystem, the sustainable production. The human population is increasing more rapidly in drylands than in any other major biome (Safriel et al., 2005). For this, ecological and economic constraints on cattle ranching intensification in these regions compel the scientific community to re-examine the effects of land cover change for grass cultivation on carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) dynamics. Particularly in the drylands regions, N and P often limit ecosystem production in natural ecosystems (Elser et al., 2007). Past research has focused on short-term effects of land cover change for cattle ranching on dryland soils (see references in Asner et al., 2004). Little is known about the medium-term effects of exotic grass establishment, including its potential to sustain rural populations.

In the desert and thornscrubs of northern Mexico, the major land use change is the conversion of natural vegetation to pastures for grass production and cattle raising. The species introduced more frequently for this purpose has been buffelgrass (*Pennisetum ciliare* [L.] Link). In the state of Sonora, it is estimated that 1.6 million hectares were cleared and planted with this alien grass (Burquez and Martinez-Yrizar, 2006). Despite the large extension, our knowledge about how drylands respond to this disturbance is poor. Buffelgrass land conversion reduces species diversity and modify the structure of the remaining vegetation (Franklin and Molina-Freaner, 2010). Previous studies that have evaluated the influence of land conversion in drylands have documented changes in water balance and alterations in soil C and N reservoirs (Castellanos-Villegas et al., 2010). However, those studies have used comparisons of just one pasture and its adjacent natural habitat. Thus, our knowledge about the biogeochemical consequences of land conversion in

drylands remains poor.

The present study was designed: (1) to determine the effects of land use change on the concentrations of organic C, total and available soil N and P, and microbial biomass concentration and activity and (2) to evaluate the effects of rainfall seasonality on the soil and microbial C dynamics in natural thornscrub and buffelgrass pastures. We measured the seasonal soil microbial biomass C (during the dry season and in the middle of the rainy season), the concentrations of organic soil C, as well as of total and available N and P, and the basal soil respiration (an indicator of microbial activity) in sites of replicate chronosequence of buffelgrass land use in the southeast Sonora, Mexico. We expected soil C, N and P concentrations and microbial activity to be lower in the buffelgrass pastures relative to thornscrub vegetation. Finally, we expected a decrease of the soil microbial biomass and nutrients in the rainy season in both buffelgrass pastures and natural thornscrub covers.

2. METHODS

2.1. Study sites

This study was conducted around the towns of San José de Pimas (28° 43' N, 110° 21' W) and Tecoripa (28° 37' N, 110° 02' W), near the city of Hermosillo, Sonora, Mexico (Fig. 1). The region was chosen as representative of traditional land use for cattle ranching. Their production system includes long-fallow, no-input, establishment of buffelgrass pasture. The natural vegetation of the region is thornscrub (Martínez-Yrizar et al., 2010). Floristically, the vegetation includes a mixture of cacti (*Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum, *S. alamosensis* (Coulter) Gibson & Horak, and *Lophocereus*

schotti (Engelm.) Britton & Rose, and trees (*Cercidium praecox* (Ruíz & Pav.) Harms, *C. microphyllum* (Torr.) Rose & Johnston, *Prosopis glandulosa* Torrey, *Olneya tesota* A. Gray, *Jatropha cordata* (Orteg.) Muell., *Ipomoea arborescens* (Hum. & Bonpl.) G. Don, and *Guaiacum coulteri* A. Gray (*sensu* Turner et al., 1995).

The climate in the region is hot, with thermal oscillation during the year. Mean temperature is 22.5 °C, with 15 °C difference between the coolest and warmest months. Annual rainfall during the last 25-yr period at San José de Pimas averaged 498 ± 48 mm (mean \pm 1 SE), and at Tecoripa 564 ± 31 mm, most of which falls between July and September (Fig. 2) (Comisión Nacional del Agua, pers. comm.). The soils are predominantly Aridisols derived from sedimentary rocks (INEGI, 1988).

The introduction of buffelgrass in the region has increased the surface for cattle production (Castellanos-Villegas et al., 2010). In the last decades, 1.6×10^6 Ha of the state of Sonora (approximately 10% of the State's area) were deforested for buffelgrass establishment (Búrquez and Martínez-Yrizar, 2006).

2.2. Approach: a gradient of buffelgrass establishment history

This study focused on patches of land that have been used exclusively for noninput and nonirrigated buffelgrass (*Pennisetum ciliare* [L.] Link) establishment for approximately 50 yr and that are currently under livestock grazing. To determine changes in soil C, N and P dynamics, we sampled the top 20 cm of soil at 11 sites representing a gradient in establishment history from zero to 44 yr (1, 3, 4, 5, 7, 12, 15, 17, 20, 30 and 44 yr after buffelgrass establishment). Land conversion history was determined through interviews with landowners. Only those sites with reliable histories (as determined by corroborating information from two or more informants) were included in the study. Data derived from

oral histories were assumed to be accurate for sites up to 20 yr. Twenty years represents approximately a generation of land use history; reporting on history at older sites required knowledge of the activities of the older owners.

The same limitations that apply to chronosequence studies of succession apply in this study; ideally, our sites would differ only in establishment history. Soil texture did not vary with history and elevation, which ranged from 425 m to 480 m over all sampled sites (Table 1). Magnesium concentration in soils at these sites was similar under natural vegetation and buffelgrass pasture; however, Calcium concentration in soils under buffelgrass was 1.4 times greater than the mean values in the natural thornscrub.

2.3. Soil sampling and analysis

We measured the soil C, N, and P concentrations, as well as the basal soil respiration (BSR) to determine how land use affects the pool of these bioelements, and the microbial biomass and activity.

Eleven pair of sites were sampled intensively; one buffelgrass pasture and one adjacent undisturb thornscrub at each site were selected. At each site, we collected one sample from each of 1600 m² (40 m x 40 m) plot evenly distributed over an area 1–1.5 ha in thornscrub and in buffelgrass pasture. Each sample was a composite of 25 samples cores (2.5 cm diameter auger) arrayed systematically within the plots. Each core was divided by depth and composited separately to yield samples from the 0–10, and 10–20 cm layers. These depths were chosen first, to correspond roughly with observed soil horizons. Soils were obtained midway through the rainy season (August 2008) and at the end of the dry season (June 2009). Once collected in the field, all composite soil samples were kept at 4 °C during the first 48 hours and then frozen to -15 °C and under dark conditions to avoid biological

activity until processing. In the laboratory, the composite soil samples were hand homogenized and sieved (to pass a 2 mm mesh) and a sub-sample dried at constant weight for moisture determination. The remaining soil was used to measure total soil C, N, P and concentrations of C in the microbial biomass. Soils collected at this time were also used in BSR assays. Total annual precipitation during the study period was 601 mm (Comision Nacional del Agua, pers. comm.).

Soil C was analyzed in an automated C-analyzer (SHIMADZU 5005A), after grinding a 5-g air-dried subsample to be passed through a 100-mesh screen. The concentrations of total soil N and P (N-total and P-total, respectively) were determined from acid digestion in H₂SO₄ concentrated (Anderson and Ingram, 1993) using a NP elemental analyzer (Technicon Autoanalyzer II). Microbial C concentration was determined by the chloroform-fumigation-extraction methods (Vance et al., 1987) using replicated samples of fresh soil. Fumigated and non-fumigated samples were incubated for 24 h at 24 °C. Microbial C was extracted from both fumigated and non-fumigated samples with 0.5 M K₂SO₄, filtered through a Wathman No. 42 paper and the concentration of C measured by using the automated C analyzer. Concentrations of C in the non-fumigated extracts were subtracted from the fumigated extract, and a conversion factor K_C for microbial C equal to 0.45 (Vance et al., 1987) was used to estimate the soil microbial biomass C (SMBC).

We measured the mineral N (NO₃-N and NH₄-N) and the available P concentrations after each soil sampling date, using 2 M KCl and 0.5 M NaHCO₃ extraction methods. Mineral N concentrations were measured by extracting a 15-g sub-sample of each composite sample soil in 100 mL 2 M KCl (Robertson et al., 1999). The soil KCl solution was shaken for 1 h and allowed to settle overnight. A 20 mL aliquot supernatant was

transferred into sample vials and frozen for later analysis. Available P concentrations were measured by extracting 0.5-g sub-sample of each composite sample soil in 30 mL of 0.5 M NaHCO₃ for 16 h, and centrifuged at 10,000 rpm at 0 °C for 10 min. The supernatant was filtered to obtain available P. The P content in the sample was determined after digestion with sulfuric acid and ammonium persulfate (APHA, 1992), and the P was analyzed by the molybdate method after ascorbic acid reduction (Murphy and Riley, 1962).

Basal soil respiration was determined from 100 g sub-samples of sieved (2 mm mesh) fresh soil. Duplicate soil subsamples were moistened to 50 % water-filled pore space following light tamping in a PVC tube (6 cm in diameter and 10 cm depth) and incubated in 1 L glass jars in the dark at 25 °C. Glass jars contained flasks with 10 mL of 1.0 M NaOH to absorb CO₂. The jars were normally closed but opened periodically to maintain aerobic conditions. Water loss in the jars was monitored by weight and replenished after opening. Alkali traps were replaced at 1, 2, 3, 5 and 7 days, and after each week for 21 days. The carbon dioxide evolution was determined adding 10 mL of 1 M BaCl₂ and titrating residual alkali (NaOH) to pH 7 with 1 M HCl (Anderson, 1982). Basal soil respiration was calculated as the linear rate of carbon mineralization during 5 - 21 days to avoid most flush activity due to drying and rewetting.

2.4. Statistical analysis

Seasonal and land use effects on concentrations of C, N and P, and SMBC and on BSR were analyzed by ANOVA. Two within subject factors were selected: year (years 2008 and 2009) and season (rainy and dry seasons), while conversion was selected as the between-subject factor. A Greenhouse-Geisser adjustment was applied when data did not fulfill the circularity condition. Tukey tests were used to examine differences between means when

the year and/or seasonal effects were significant ($P < 0.05$). The package JMP was used to perform all statistical analyses (SAS Institute, 1997).

3. RESULTS

3.1. Seasonal variations in soil nutrient concentration

The rainfall seasonality did not affect the concentration of soil organic C and total P (seasonal effect, $P > 0.05$; Table 2 and 3). In addition, soil microbial biomass C and available P concentrations did not vary between dry and rainy seasons. In contrast, there were significant differences in the total and mineral soil N concentrations between sampling dates. Soils had larger total and mineral N concentrations, when determined in the dry season than at midway through the rainy season. Carbon:nitrogen ratio in soil samples was higher during the rainy season reflecting the decrease in total soil N concentration.

3.2. Land-use effects and temporal trends in soil nutrient concentration

Initial inspection of the entire data set indicated a decrease in mineral soil N concentration as a function of land use change (Tables 2 and 3). In contrast, soil from buffelgrass pastures had in average a microbial biomass C concentration 1.6 times larger than soil from thornscrub. No other significant change in bioelement concentration was observed between soils collected in buffelgrass and in thornscrub.

The SMBC mean contribution to soil C (measured as the ratio between the microbial C concentrations and organic C concentrations in soils) ranged from 6 to 15% (Table 2). This mean contribution was higher in buffelgrass sites than in thornscrub sites (Tables 3).

The effect of time of buffelgrass establishment indicate that total and available P in soils differed considerably among pasture ages ($F = 4.03$ and $F = 10.6$, respectively, $P < 0.01$). Soils from sites with 10 or less years of establishment had a total P (471 ± 81) and available

P (14.3 ± 3.8) concentrations higher than soils with > 10 yr of cultivation (419 ± 41 , and 7.05 ± 0.66 , respectively). There were no significant trends in the other bioelement concentration.

3.3. Rainfall seasonality and land-use effects on basal soil respiration

Across all sites, BSR changed significantly through time (seasonal effect, $P < 0.001$) (Tables 4 and 5). The BSR and standardized BSR (measured as the ratio between the BSR fluxes and organic C concentrations in soils) reached their minima during rainy season and were at maximum levels during the dry season. Seasonal patterns in both BSR estimated (i.e., BSR and standardized BSR) varied as a function of soil depth (seasonal*soil depth effect, $P < 0.01$; Table 5). Soils from 10-20 cm depth showed a more marked decline during the rainy season than soils from the upper profile (i.e., 0-10 cm in depth). On the other hand, the BSR:SMBC ratio did not vary significantly with rainfall seasonality.

The land use change did not affect both BSR and standardized BSR (Tables 4 and 5). However, there was a significant difference in the BSR:SMBC ratio between thornscrub and buffelgrass pastures. Paired comparisons using Tukey-Kramer HSD test shows that soils from native vegetation had consistently the highest BSR:SMBC ratios.

4. DISCUSSION

4.1. Soil nutrient dynamics

Seasonal trends in soil nutrient dynamics indicate a strong relationship between precipitation and soil N concentrations. During August, in the midway through the rainy season, soil total N and mineral N concentrations were at their lowest across all sites and land use times (Table 2). These dynamics may reflect soil accumulation of essential nutrients during times of drought. This accumulation may be a result of prolonged rainless

period with low plant and microbial nutrient demands by lack of soil moisture (Campo et al., 1998; Austin et al., 2004). On the other hand, BSR was higher in soils collected during the dry season, indicating that there is a high potential of microbial activity when rainy season start, as was observed in other dryland ecosystems (Huxman et al., 2004). These higher activities come when soil moisture is high, speeding decomposition and promoting rapid release into the soil solution. Thus, enhanced nutrient availability during the rainy season may encourage rapid growth in thornscrub ecosystems.

4.2. Land-use effects on the concentration of soil nutrients and microbial activity

Land use change in Sonora most probably results in a large decrease in available inorganic N (i.e., nitrate and ammonium), despite expected N inputs by cattle (Tobón et al., 2011). Evidence from our microbial biomass and BSR data suggests that some of this N decrease would be consequence of a decrease in microbial activity in the surface soil (Table 4); the remainder would come from N leaching under buffelgrass pastures. These effects appear to be to medium-term, and also to short-term (Ibarra-Flores et al., 1999). In addition, large losses could occur when the site is cleared, reducing this initially pool of inorganic N.

In average, across all sites (comparing buffelgrass pasture to the adjacent undisturb thornscrub) concentrations of soil organic C, total N and P, and available P under buffelgrass pastures were similar than those in adjacent thornscrub. On the other hand, rather than a land use-induced decrease in microbial biomass, we see an increase in SMBC concentrations, in both surface soil (i.e., 0-0.10 cm and 0.10-0.20 cm in depth) profiles. Our data indicate that SMBC concentration in the top 20 cm increased by a factor 1.5 in the upper 10 cm of soil profile and 1.6 in the 10-20 cm soil depth. These increases were greater in the rainy than in the dry season (by 70 and 44%, respectively). However, the microbial

quotient (i.e., the ratio between the basal soil respiration and the soil microbial biomass carbon) decreased by 55% in the 0-10 cm soil depth, and 50% in the 10-20 cm soil depth (Table 4). We cannot determine whether such decrease in microbial quotient resulted from the observed decreased soil organic matter itself (as a possible consequence of exhaust of more labile components of soil organic matter under buffelgrass pasture), or whether it reflects decreased activity in microbial biomass (an indirect consequence of decrease in P supply as observed with cultivation time) (see The sustainability of long-term buffelgrass pasture in Sonora), or both.

In our study area, buffelgrass pasture appears to have more fine roots at upper soils than thornscrub vegetation (J. Campo, pers. obs.). Similarly, Fisher et al. (1994) found the concentration of fine root biomass in upper 25 cm depth was greater under exotic African grasses than in native vegetation. On the other hand, in Sonora approximately 90% of the C inputs to soils proceed from decomposition of buffelgrass roots in sites under pasture cultivation (Castellanos-Villegas et al., 2010). Clearly, the hypothesis that rooting depth and their decomposition causes an increase in the SMBC stocks of surface soils in buffelgrass pastures is worthy of further study.

4.3. The sustainability of long-term buffelgrass pastures in Sonora

The supply of nutrients, and the future of this system of buffelgrass pastures, will ultimately depend on the balance of processes that tend to maintain soil fertility. The soil organic matter quality in native vegetation was high as indicated by a low soil C:N ratio averaging 9 to 10 during the dry season, and favor a fast mineralization of organic N during the rainy season as is suggested by a highest soil C:N ratio (with an average of 16; Table 2), indicating poor-quality organic matter after the wet season start. Both the quality of organic

matter and its seasonal variation did not experience changes under buffelgrass pastures suggesting that the system in Sonora could be sustainable for many years of use. However, in our study, available P concentration varied widely across the buffelgrass pasture sites. We see that over longer periods (greater than 10 yr of buffelgrass establishment), P availability is depressed, as was also reported in other studies for soils under buffelgrass pastures (Christie, 1975; Peake et al., 1990; Castellanos-Villegas et al., 2002; 2010). The deep-rooting of native vegetation in dryland soils (Canadell et al., 1996), could favour the uptake of P from deeper profiles of soil, and then the replenished of the nutrient availability in surface by P-release during the decomposition. The fact that the system of buffelgrass pastures in Sonora did not maintains P stocks in the surface soil, probably reflect the lack of deep-roots in buffelgrass pastures. Indeed, the future of buffelgrass production at the oldest sites will depend on continued acquisition of available P from below 20 cm, considering the P-demand to sustain the plant growth of these grasses (McIvor, 2003). This finding is consistent with the assumption that the native vegetation in Sonora could be P-limited ecosystem, derived from the low available P concentration in the soils (generally below 10 mgP per grame of soil), and also with the global evidence that the availability of P in the soil frequently limit the primary production in drylands (Elser et al., 2007). This hypothesis could be verified with a study of primary production at the ecosystem level, analysing the way in which P-limited thornscrub respond to a release of such limitation (see Eviner et al., 2000).

We caution, however, that these results may not extend to soils in other regions of the drylands. Furthermore, our results may hinge on the medium-term of the system practiced in Sonora. Given the potential importance of sustainability of system production,

understanding the effects of buffelgrass history of establishment is essential for appropriate management in the future.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank to F. Platt, H. Platt, C. Platt, A. Cardenas and S. Burruel for allowing us to work on his properties. We also thank to E. Solis, J. Martinez and M. A. Quintana for their valuable help in the field work and laboratory analysis. The first author thank to CONACyT (National Council for Science and Technology of Mexico) for the grant (No. 48525) to support PhD studies. This study was supported by CONACyT (Project 2006-60552). DMR wishes to thank the Posgrado en Ciencias Biologicas of the Universidad Nacional Autonoma de Mexico.

REFERENCES

- Anderson, J.D., 1982. Soil Respiration. In: Page, A.L., Miller, R.H., Kenny, D.R. (Eds). Methods of Soil Analysis: Chemical and Microbiological Properties, Agronomy No. 9, Part 2. American Society of Agronomy. Madison, WI. p. 831-878.
- Anderson, J.M., Ingram, J.S.I., 1993. Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods. CAB International, Wallingford, USA.
- APHA, 1992. Métodos normalizados. American Public Health Association; American Water Works Association, Water Pollution Control Federation. Díaz de Santos, Madrid.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., Harris, A.T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. Annual Review of the Environment and Resources 29, 261-299.

Austin, A.T., Yahdjian, L., Stark, J.M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D.A., Schaeffer, S.M., 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141, 221-235.

Bouwman, L., Goldewijk, K.K., Van der Hoek, K.W., Beusen, A.H.W., Van Vuuren, D.P., Willems, J., Rufino, M.C., Stehfest, E., 2012. Exploring global changes in nitrogen and phosphorus cycles in agriculture induced by livestock production over the 1900-2050 period. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* doi/10.1073/pnas.1012878108.

Burquez, A., Martinez-Yrizar, A., 2006. Conservacion, transformacion del paisaje y biodiversidad en el noroeste de Mexico. En: Oyama, K. y Castillo, A. (Eds). *Manejo, Conservacion y Restauracion de recursos naturales en Mexico. Perspectivas desde la investigacion cientifica. Siglo XXI-UNAM. Mexico, D. F. p. 85-110.*

Campo, J., Jaramillo, V.J., Maass, J.M., 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115, 167-172.

Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108, 585-595.

Castellanos-Villegas A.E., Yanes, G., Valdez-Zamudio, D., 2002. Drought-tolerant exotic buffel-grass and desertification. In: Tellman, B. (Ed). *Weeds Across Borders. Proceedings of the North American Conference. The Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona, USA. P. 99-112.*

Castellanos-Villegas A.E., Bravo, L.C., Koch, G.W., Llano, J., López, D., Méndez, R., Rodriguez, J.C., Romo, R., Sisk, T.D., Yanes, G., 2010. Impactos ecológicos por el uso del

terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. In: Molina-Freaner, F.E., Van-Devender, T.R. (Eds). *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, México. p. 157-185.

Christie, E.K., 1975. A study of phosphorus nutrition and water supply on the early growth and drought survival of buffelgrass grown on a Sandy red earth from south-west Queensland. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 15, 239-249.

Conant, R.T., Paustian, K., Elliot, E.T., 2001. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications* 11, 343-355.

D'Odorico, P., Porporato, A., 2006. *Dryland Ecohydrology*. Springer. Dordrecht, The Netherlands.

Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in fresh-water, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10, 1135-1142.

Eviner, V.T., Chapin, F.S.III, Vaughn, C.E., 2000. Nutrient manipulation in terrestrial ecosystems. In: Sala, O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A., Howarth, R.W. (Eds). *Methods in Ecosystem Science*. Springer. New York. p. 291-307.

Fisher, M.J., Rao, I.M., Ayarza, M.A., Lascano, C.E., Sanz, J.L., Thomas, R.J., Vera, R.R., 1994. Carbon storage by introduced deep rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371, 236-238.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowsky, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.

- Franklin, K., 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, 1664-1673.
- Geist, H.J., Lambin, E.F., 2004. Dynamic causal patterns of desertification. *BioSciences* 53, 817-829.
- Huxman, T.E., Snyder, K.A., Tissue, D., Leffler, A.J., Ogle, K., Pockman, W.T., Sandquist, D.R., Potts, D.L., Schwinning, S., 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141, 254-268.
- Ibarra-Flores, F., Cox, J.R., Martin-Rivera, M., Crowl, T.A., Norton, B.E., Banner, R.E., Miller, R.W., 1999. Soil physicochemical changes following buffelgrass establishment in Mexico. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 13, 39-52.
- INEGI, 1988. Atlas Nacional del Medio Físico. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Porción Norte de Sonora. Mexico.
- Martínez-Yrizar, A., Felger, R.S., Búrquez, A., 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. In: Molina-Freaner, F.E., Van-Devender, T.R., (Eds.). *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, México. p. 129-156.
- McIvor, J.G., 2003. Competition affect survival and growth of buffelgrass seedlings – Is buffelgrass a colonizer or an invader? *Tropical Grasslands* 37, 176-181.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytical Chemical Acta* 27, 31-36.
- Palm, C., Sanchez, P., Ahamed, S., Awiti, A., 2007. Soils: A contemporary perspective. *Annual Review of Environmental Resources* 32, 99-129.

- Peake, D.C.I., Myers, R.J.K., Henzell, E.F., 1990. Sown pasture production in relation to nitrogen fertilizer and rainfall in southern Queensland. *Tropical Grassland* 24, 291-298.
- Post, W.M., Kwon, K.C., 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology* 6, 317-328.
- Reynolds, J.F., Stafford-Smith, D.M., Lambin, E.F., Turner, B.L., Mortimore, M., 2007. Global desertification: Building a science for dryland development. *Science* 316, 847-851.
- Robertson, G.P., Wedin, D., Groffman, P.M., Blair, J.M., Holland, E.A., Nadelhoffer, K.J., Harris, D., 1999. Soil carbon and nitrogen availability. nitrogen mineralization, nitrification and soil respiration potential. In: Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P., (Eds). *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, New York, USA. P. 258-271.
- Roy, J., Saugier, B., Mooney, H.A., 2001. *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego.
- Safriel, U., Adeel, Z., Niemeijer, D., Puigdefabregas, J., White, R., 2005. Dryland Systems. In: Hassan, R., Scholes, R., Ash, N., (Eds). *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends*. Island Press, Washington. p. 623-662.
- SAS, Institute, 1997. *JMP Statistical Software Package, Version 3.1*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Stafford-Smith, D.M., Abel, N., Walker, B., Chapin, F.S.III., 2009. Drylands: Coping with uncertainty, thresholds, and changes in state. In: Chapin, F.S.III, Kofinas, G.P., Folke, C. (Eds). *Principles of Ecosystem Stewardship. Resilience Based Natural Resource Management in a Changing World*. Springer. New York, USA. p. 171-195.

Tobon, W., Martínez-Garza, C., Campo, J., 2011. Soil responses to restoration of a tropical pasture in Veracruz (Southeastern Mexico). *Journal of Tropical Forest Science* 23, 338-344.

Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, T.L., 1995. *Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas*. The University of Arizona Press, Tucson.

Vance, E.D., Brookes, A.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 703-707.

Figure legends

Fig. 1. Study sites were located between San Jose de Pimas (1) and Tecoripa (2), Sonora, Mexico.

Fig. 2. Ombrothermic diagrams for San Jose de Pimas (a) and Tecoripa (b), Sonora, Mexico. Mean monthly precipitation (mm) and mean, maximum and minimum monthly temperatures ($^{\circ}\text{C}$) are reported for the 1982-2006 period.

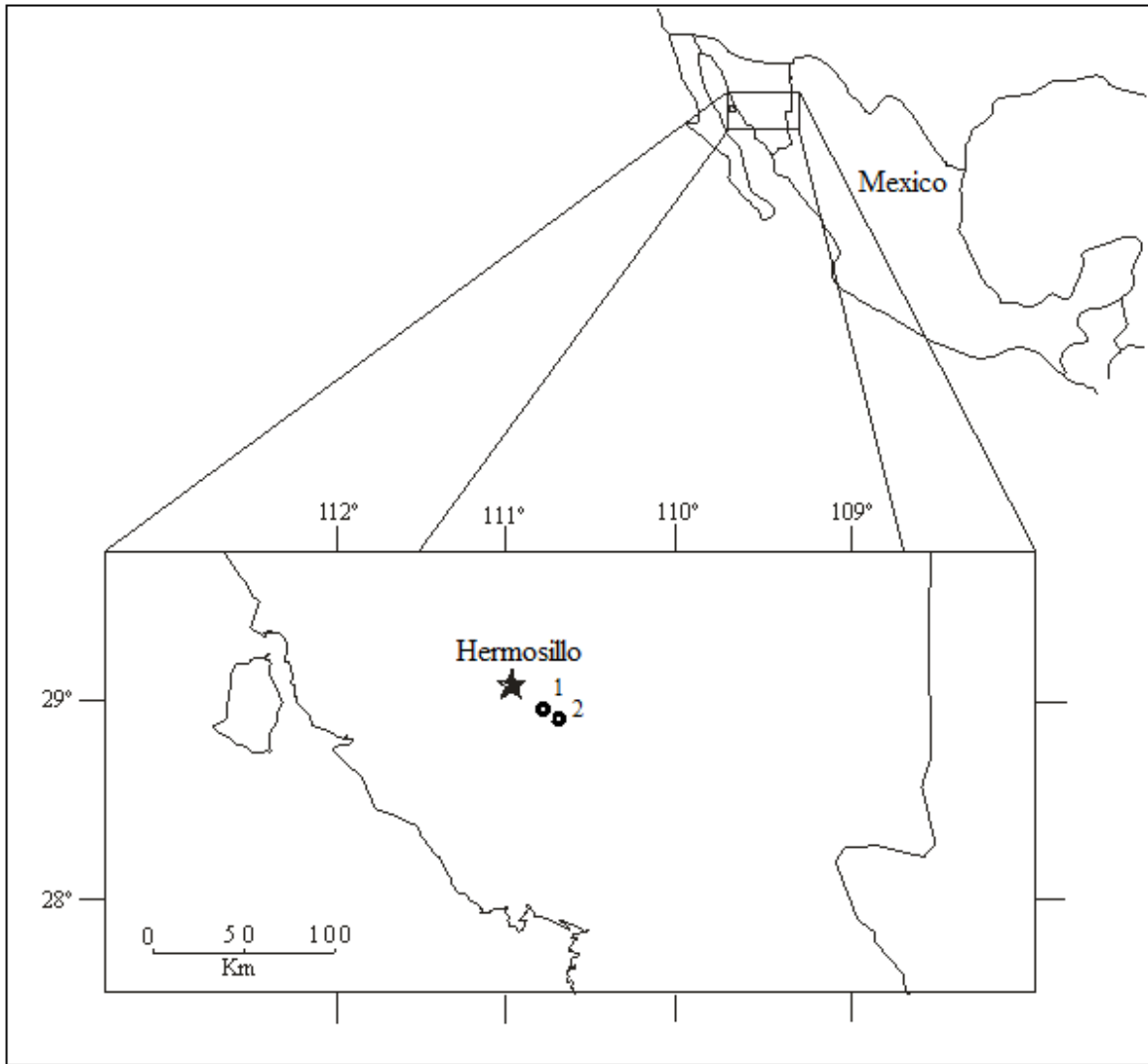


Fig. 1. Study sites were located between San Jose de Pimas (1) and Tecoripa (2), Sonora, Mexico.

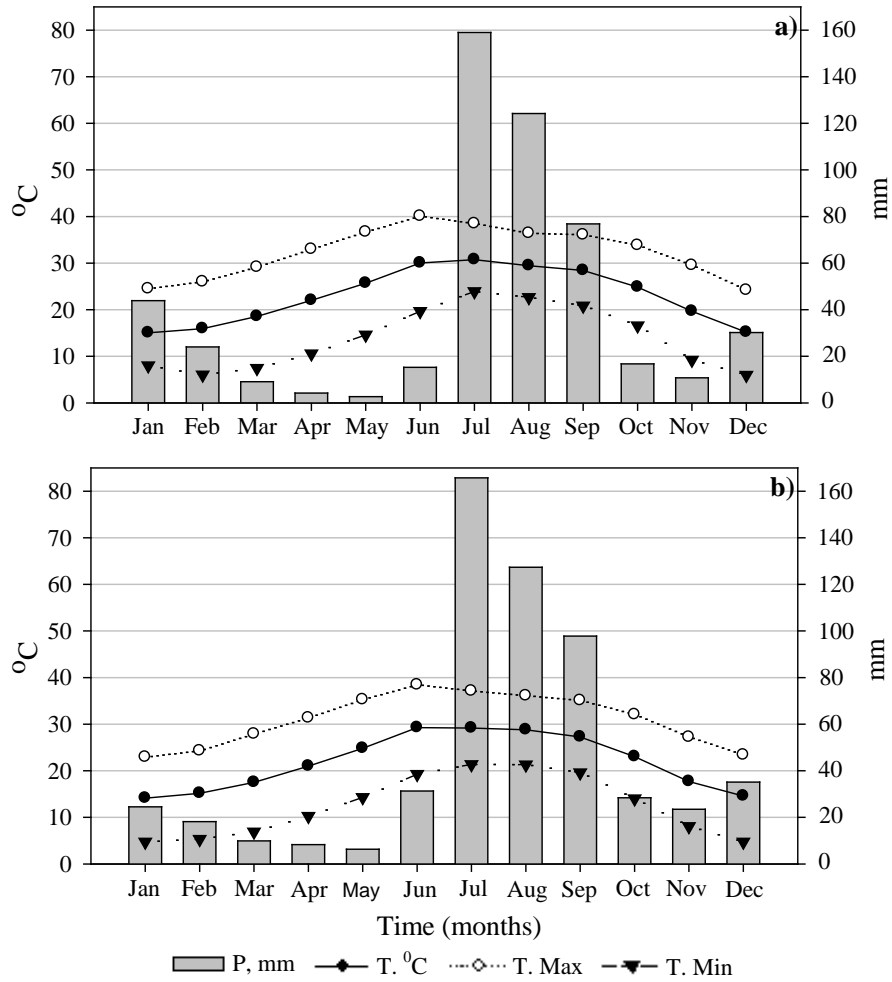


Fig. 2. Ombrothermic diagrams for San Jose de Pimas (a) and Tecoripa (b), Sonora, Mexico. Mean monthly precipitation (mm) and mean, maximum and minimum monthly temperatures (°C) are reported for the 1982-2006 period.

Table 1. Soil characteristics in thornscrub and buffelgrass covers in Sonora, Mexico.

Soil depth	Thornscrub		Buffelgrass	
	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)
Bulk density (g cm ⁻³)	1.3 ± 0.03	1.3 ± 0.04	1.3 ± 0.03	1.3 ± 0.03
Soil sand (%)	69.6 ± 2.0	65.0 ± 3.1	66.3 ± 1.9	66.0 ± 2.7
Soil silt (%)	12.0 ± 1.3	12.6 ± 1.6	10.8 ± 0.1	10.7 ± 1.3
Soil clays (%)	18.4 ± 1.4	22.5 ± 2.3	22.9 ± 1.8	23.4 ± 2.2
pH (H ₂ O)	7.1 ± 0.1	7.2 ± 0.1	7.3 ± 0.1	7.4 ± 0.04
Ca (cmol(+) kg ⁻¹)	7.4 ± 1.8	6.4 ± 0.8	9.8 ± 2.8	9.4 ± 2.0
Mg (cmol(+) kg ⁻¹)	2.3 ± 0.4	2.9 ± 0.4	2.9 ± 0.4	3.1 ± 0.4

Table 2. Soil carbon, nitrogen and phosphorus concentrations in thornscrub and buffelgrass covers in Sonora, Mexico.

	Rainy season				Dry season			
	Thornscrub		Buffelgrass		Thornscrub		Buffelgrass	
Soil depth	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)
Organic C (mg C g ⁻¹)	9.2 ± 0.7	7.7 ± 0.5	9.5 ± 1.2	7.0 ± 0.6	10.3 ± 0.6	7.5 ± 0.3	10.6 ± 0.9	7.9 ± 0.6
Total N (mg N g ⁻¹)	1.1 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.6 ± 0.1
C:N ratio	9 ± 0.5	10 ± 0.7	10 ± 0.5	9 ± 0.3	16 ± 0.6	16 ± 1.5	15 ± 1.1	14 ± 1.0
N-NH ₄ ⁺ (µg N g ⁻¹)	16.5 ± 1.4	12.8 ± 1.3	10.8 ± 1.3	12 ± 1.4	13.3 ± 0.9	11.5 ± 1.1	10.2 ± (1.04)	9.8 ± 0.93
N-NO ₃ ⁻ (µg N g ⁻¹)	11.3 ± 1.6	16.7 ± 1.02	9.7 ± 1.3	12.8 ± 2.2	18 ± 1.4	18 ± 2.5	14.9 ± 1.1	15.4 ± 1.4
NO ₃ :NH ₄ ratio	0.7 ± 0.05	1.5 ± 0.25	1.0 ± 0.16	1.1 ± 0.15	1.4 ± 0.14	1.6 ± 0.18	1.6 ± 0.24	1.6 ± 0.12
Total P (µg P g ⁻¹)	432 ± 53	393 ± 44	458 ± 57	518 ± 37	468 ± 58	382 ± 53	436 ± 49	449 ± 43
P-NaHCO ₃ (µg P g ⁻¹)	8.4 ± 2.0	6.1 ± 1.1	9.9 ± 2.2	8.5 ± 1.1	12.1 ± 2.6	7.5 ± 0.9	10.8 ± 1.8	9.9 ± 2.5
Microbial C (µg C g ⁻¹)	724 ± 108	678 ± 89	1075 ± 110	970 ± 86	636 ± 127	633 92	1028 ± 75	1135 ± 65
Microbial C:Organic C ratio	0.08 ± 0.01	0.09 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.14 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.15 ± 0.01

Table 3.- ANOVA for soil carbon, nitrogen and phosphorus concentrations in thornscrub and buffelgrass covers in Sonora, Mexico.

	Cover (C)		Soil depth (D)		Season (S)		S x C		S x D		C x D		S x C x D	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Organic C (mg C g ⁻¹)	0.014	NS	21.30	***	1.715	NS	0.302	NS	0.541	NS	0.240	NS	0.298	NS
Total N (mg N g ⁻¹)	0.074	NS	8.202	**	19.65	***	0.911	NS	0.167	NS	0.005	NS	0.228	NS
C:N ratio	0.055	NS	0.167	NS	69.68	***	0.0003	NS	0.002	NS	0.915	NS	0.009	NS
N-NH ₄ ⁺ (μg N g ⁻¹)	11.10	***	1.705	NS	3.996	*	0.256	NS	0.0007	NS	3.382	NS	1.080	NS
N-NO ₃ ⁻ (μg N g ⁻¹)	5.820	**	3.910	NS	11.57	***	0.002	NS	3.028	NS	0.127	NS	0.352	NS
NO ₃ :NH ₄ ratio	0.142	NS	5.238	*	14.84	***	0.440	NS	2.694	NS	3.826	NS	1.282	NS
Total P (μg P g ⁻¹)	1.734	NS	0.135	NS	0.219	NS	0.678	NS	0.452	NS	1.962	NS	0.0002	NS
P-NaHCO ₃ (μg P g ⁻¹)	0.973	NS	3.010	NS	2.042	NS	0.260	NS	0.140	NS	0.667	NS	0.375	NS
Microbial C (μg C g ⁻¹)	32.13	***	0.033	NS	0.003	NS	0.859	NS	0.881	NS	0.036	NS	0.391	NS
Microbial C:Organic C ratio	26.07	***	5.660	**	0.948	NS	0.106	NS	1.261	NS	0.216	NS	0.375	NS

*, *P*<0.05; **, *P*<0.01; ***, *P*<0.001; NS= non significant (*P* >0.05).

Table 4. Basal soil respiration in thornscrub and buffelgrass covers in Sonora, Mexico.

	Rainy season				Dry season			
	Thornscrub		Buffelgrass		Thornscrub		Buffelgrass	
Soil depth	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)	0-10 (cm)	10-20 (cm)
Basal soil respiration ($\mu\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	1.21 \pm 0.1	1.14 \pm 0.1	1.21 \pm 0.1	1.14 \pm 0.1	1.21 \pm 0.1	1.14 \pm 0.1	1.21 \pm 0.1	1.14 \pm 0.1
Standardized basal soil respiration ($\text{mg g}^{-1} \text{C d}^{-1}$)	1.23 \pm 0.1	1.55 \pm 0.1	1.23 \pm 0.1	1.55 \pm 0.1	1.23 \pm 0.1	1.55 \pm 0.1	1.23 \pm 0.1	1.55 \pm 0.1
Basal soil respiration : Microbial C ($\mu\text{g C g}^{-1}$) ratio	2.38 \pm 0.3	2.18 \pm 0.3	2.38 \pm 0.3	2.18 \pm 0.3	2.38 \pm 0.3	2.18 \pm 0.3	2.38 \pm 0.3	2.18 \pm 0.3

Table 5.- ANOVA for basal soil respiration in thornscrub and buffelgrass covers in Sonora, Mexico.

	Cover (C)		Soil depth (D)		Season (S)		S x C		S x D		C x D		S x C x D	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Basal soil respiration ($\mu\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	2.820	0.097	13.05	***	12.64	***	0.668	NS	10.26	***	2.305	NS	0.216	NS
Standardized basal soil respiration ($\text{mg g}^{-1} \text{C d}^{-1}$)	0.509	0.478	36.65	***	18.45	***	0.008	NS	8.627	***	2.316	NS	0.512	NS
Basal soil respiration : Microbial C ($\mu\text{g C g}^{-1}$) ratio	35.37	***	4.685	*	2.964	NS	0.093	NS	6.796	**	0.043	NS	0.106	NS

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; NS= non significant ($P > 0.05$).

6. Capítulo II



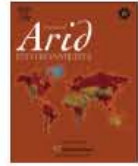
INFLUENCIA DE LA CONVERSIÓN DE MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL EN LA DEMOGRAFIA DE UNA CACTÁCEA COLUMNAR (*PACHYCEREUS PECTEN-ABORIGINUM*) EN EL NOROESTE DE MEXICO.

Resumen

En este estudio, utilizamos la proyección de matrices para evaluar la dinámica poblacional de *Pachycereus pecten-aboriginum*, una cactácea columnar amenazada por la conversión del matorral natural a praderas de buffel (*Pennisetum ciliare*) en la región sureste de Sonora, México. Los datos demográficos incluyen dos periodos de observación del crecimiento, fecundidad, y permanencia de individuos clasificados por tamaños. Nuestros resultados muestran que la tasa de crecimiento poblacional fue de 1.060 y 1.086 durante los periodos 2006-2007 y 2007-2008 respectivamente. El ligero incremento en λ durante el 2007-2008 fue resultado del incremento en la fecundidad y el establecimiento de nuevas plántulas. Los valores mas altos en la elasticidad corresponden a la sobrevivencia de individuos adultos. Las simulaciones numéricas desarrolladas para evaluar la persistencia de *P. pecten-aboriginum* en la pradera, sugieren una población en declive únicamente cuando son afectadas las categorías adultas. Nuestros experimentos de regeneración muestran que las plántulas de esta cactácea columnar no pueden establecerse en la pradera de forma natural debido a la alta mortandad por desecación y el pisoteo por parte del ganado. Dadas estas limitaciones para el crecimiento poblacional, nuestros datos sugieren que las poblaciones que persisten en las praderas serán conducidas a la extinción local.

Palabras clave : *Pennisetum ciliare*; conversión; demografía; cactaceae; regeneración; Sonora.

Manuscrito: Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alves, J., Molina-Freaner, F., (2012). Buffelgrass land conversion affects the population dynamics of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 77, 123-129.



Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico

D. Morales-Romero^a, H. Godínez-Álvarez^b, J. Campo-Alves^c, F. Molina-Freaner^{a,*}

^aDepartamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 83250, Mexico

^bUnidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 314, Estado de México, Mexico

^cDepartamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Coyoacán 04510, D. F., Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 January 2010

Received in revised form

17 June 2011

Accepted 10 September 2011

Available online 29 September 2011

Keywords:

Cactaceae

Land conversion

Pennisetum ciliare

Plant demography

Regeneration

Sonora

ABSTRACT

Pachycereus pecten-aboriginum is a columnar cactus currently threatened by the conversion of natural vegetation to buffelgrass pasture (*Pennisetum ciliare*) in Sonora, Mexico. However, knowledge about its population dynamics is extremely poor, particularly in response to disturbance caused by pasture conversion. We set up experiments to evaluate seed removal, germination, seedling survival and compared demographic patterns on permanent plots from natural vegetation and pasture. Our experiments on regeneration show that seedlings were unable to establish in pasture because of high levels of mortality due to soil drying and cattle trampling. The population growth rate (λ) was 1.060 and 1.086 for the 2006–2007 and 2007–2008 periods, respectively, in the native thornscrub vegetation. The slight increase in λ in 2007–2008 was a result of increased fecundity and seedling survival. The highest elasticity values correspond to the survival of large/old individuals. Using the average of both matrices, we obtained a mean matrix to perform numerical analyses simulating demographic variation to project the population behavior under buffelgrass pasture conditions. The numerical simulations suggest a decreasing population only when adult survival probabilities were affected. Given these limitations for population growth, our data suggest that adult populations that persist on pastures will be driven into local extinction.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Currently, terrestrial ecosystems are subject to different types of disturbance that modify the environment and reduce their biological diversity (Vitousek et al., 1997). One of these disturbances is the conversion of natural vegetation to pastures, which is known to have serious consequences on ecosystems (Palm et al., 2007) such as increasing the loss of standing nutrients, reducing water infiltration, increasing soil erosion, and modifying the cycle of major soil nutrients (Asner et al., 2004). Furthermore, land conversion modifies the landscape by reducing tree cover and structural heterogeneity, and increasing herbaceous layer (Asner et al., 2004).

The conversion of natural vegetation to pastures dramatically decreases plant population size (Chapin et al., 2000). Reduction in population size might be due to factors affecting survival, growth,

and reproduction of individuals, which in turn might have consequences on the population dynamics of those native plants that persist on altered ecosystems. Although diverse studies have documented the effects of land conversion on the abundance and population structure of native species (Asner et al., 2004), few have analyzed and compared demographic patterns in natural vegetation and pastures, and their effects on population dynamics. Population studies are needed in order to evaluate the status of those populations that remains in pastures and the mechanisms that affect the natural regeneration. The evaluation of those aspects is crucial for conservation and restoration efforts (Schemske et al., 1994).

In the desert and thornscrub vegetation of northern Mexico, the major landscape transforming activity is the establishment of buffelgrass (*Pennisetum ciliare* [L.] Link) pastures for grass production and cattle raising. In the central region of the state of Sonora, in northwestern Mexico, satellite images have been used to estimate that 140,000 ha have been converted to buffelgrass pastures, representing 8% of the Plains of Sonora (Franklin et al., 2006). Data on the rate of increase suggest an exponential growth and it has been estimated that in 10 years buffelgrass pastures could reach three million hectares in the state (Castellanos-Villegas et al., 2002).

* Corresponding author. Tel./fax: +52 662 2139303.

E-mail addresses: dmorales@ecologia.unam.mx (D. Morales-Romero), chanogod@yahoo.com (H. Godínez-Álvarez), jcampo@ecologia.unam.mx (J. Campo-Alves), freaner@unam.mx (F. Molina-Freaner).

However, our knowledge about the effect of buffelgrass conversion on the native species that persist on pastures is poor.

During the process of land clearing for the establishment of buffelgrass pastures, some native trees and columnar cacti are left as shade for cattle. The columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose is a native species left by cattlemen that persist in some buffelgrass pastures in Sonora (Fig. 1; Morales-Romero and Molina-Freaner, 2008). Active pastures inhibit seedling establishment and the population structure is dominated by adult individuals of this species (Morales-Romero and Molina-Freaner, 2008). However, more detailed information is needed about the mechanisms affecting the natural regeneration of this plant and their potential effect on the population dynamics and long term persistence on buffelgrass pastures. Cacti are slow growing plants with long life cycles that usually occupy specific habitats. Those features and the fact that recruitment of new individuals is usually very low in natural populations make this group of plants under risk of extinction due to habitat destruction and land use changes (Esparza-Olguín et al., 2002; Valverde et al., 2004).

In this paper we analyze seed removal, seed germination, and seedling survival of *P. pecten-aboriginum* in its natural habitat (thornscrub) and in an adjacent buffelgrass pasture, in order to know the mechanisms that affect the natural regeneration of this cactus. Then, we used matrix models and elasticity analysis to analyze the population dynamics of this plant in thornscrub, using demographic data gathered over a 2-year period. Lastly, based on this model, we perform numerical simulations from the matrix thornscrub to explore the potential effects of land conversion on the population dynamics of this plant in buffelgrass pasture. These simulations however are speculative since they are based on a model constructed for thornscrub instead on a model constructed for pasture. Despite this limitation, we believe the simulation provide useful information on the possible effects of conversion on the demography of this plant. We expect that pasture conversion disrupt demographic processes such as growth, fecundity, and survival; therefore conversion will affect populations in pastures risking the permanence of *P. pecten-aboriginum* in local areas.

2. Methods and data

2.1. Study area

Our study was carried out at Rancho El Diamante (28° 41' N, 110° 15' W), located 80 km east of Hermosillo, Sonora, Mexico. In this



Fig. 1. General view of the buffelgrass pasture at Rancho El Diamante. Notice how *P. pecten-aboriginum* and other trees are left in the pasture as shade for cattle. The thornscrub can be observed in the back.

area, mean annual temperature is 22 °C and the average annual rainfall is 450 mm (Molina-Freaner et al., 2004). Two thirds of the annual rainfall falls during the summer rainy season (Jul–Sept), with an annual coefficient of variation of 25%. The most important soils in the region are regosols, lithosols and feozems (INEGI, 1983). The local vegetation is thornscrub (Rzedowski, 1978), where the columnar cacti *P. pecten-aboriginum*, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi*, and the trees *Cercidium praecox*, *Prosopis glandulosa*, *Acacia coulteri*, *A. cochliacantha*, *Jatropha cordata*, and *Guaiacum coulteri* are the most important ones. In this area we selected two populations of *P. pecten-aboriginum*: a) one buffelgrass pasture established in the summer of 2003, and b) one natural thornscrub adjacent to this pasture. Five one-Ha permanent plots were established in both sites in November 2006. The abundance of *P. pecten-aboriginum* in natural thornscrub was 16.2 ± 8.3 plants/ha, whereas the pasture site had only 8.2 ± 4.1 plants/ha. Native plant cover in the thornscrub is $74.6 \pm 14.9\%$ (Molina-Freaner et al., 2004), while in the buffelgrass pasture it is only $8.8 \pm 4.2\%$ (Tinoco-Ojanguren, personal communication). In both sites soils have a sandy clay loam texture, where sand, clay and silt represent 60, 25 and 15%, respectively. Our study started in the fall of 2006 and thus explores the demographic consequences of land conversion during the early phases of establishing buffelgrass pastures on one native species that persists in this modified habitat.

2.2. Seed removal, seed germination and seedling survival

During the summer of 2007, we collected 230 fresh fruits from 35 adult plants for experiments. Preliminary germination tests in a shadehouse indicated that all used seeds were viable (100%, $n = 300$). We set three experiments in thornscrub and buffelgrass pasture in order to evaluate: a) seed removal, b) seed germination, and c) seedling survival. During the course of the study, in the closest meteorologic station, we did not record any heavy rain or wind that could have affected the experiment (San Jose de Pimas, Comision Nacional del Agua, pers. comm). These experiments were designed to know the mechanisms affecting the regeneration of *P. pecten-aboriginum* in both habitats and calculate the seed to seedling transition probability needed for the matrix model.

The seed removal experiment was carried out during the fruit ripening and seed dispersal period, using fresh seeds from the local population in an experimental design with four treatments: 1) Control treatment (C), where 30 seeds were directly placed on the soil surface; 2) Ant exclusion (AE), where 30 seeds were placed on the soil surrounded by a plastic ring (height: 1 cm) covered with motor grease to avoid ants reaching seeds; 3) Rodent exclusion (RE), where 30 seeds were placed on the soil surrounded by a plastic ring and a mesh with openings that prevents rodents reaching seeds but allowing ants; 4) Ant and rodent exclusion (ARE), where 30 seeds were placed on the soil surrounded by a plastic ring with motor grease and a mesh that prevents ants and rodents reaching seeds. The experimental treatments were located in open spaces and under the shade of the tree *C. praecox*. Each treatment was replicated five times. During the experiment, we did not observe traces of granivorous birds around the experimental units, and manual manipulation of seeds and use of motor grease had no major effect on rodent behavior. Seed removal was estimated counting the number of remaining seeds, one and ten days after starting the experiment.

The germination experiment included four treatments: 1) areas under trees and excluded from predators, 2) areas under trees but open to predators, 3) open areas and excluded from predators, and 4) open areas with access to predators. Treatments were replicated 5 times and shade treatments were placed under the canopy of *C. praecox*. We buried samples of 30 seeds in 10 sectors within an aluminum frame (50 × 50 cm) that fitted into two permanent

stakes, for a total of 300 seeds per experimental unit. A wire mesh cage (12 × 50 × 50 cm) with 1 cm openings and attached to the soil was used to exclude predators. The experiment was randomly set just after the first major summer rain (July 2007) and germination was evaluated 13 days after planting.

The seedling survival experiment was set during the rainy season, starting on August 2007. The experimental treatments were the same as the germination experiment: 1) seedlings placed under tree shade and excluded from predators, 2) seedlings under tree shade but open to predators, 3) seedlings placed in open spaces and excluded from predators, and 4) seedlings in open spaces and open to predators. Shade treatments were also placed under the canopy of *C. praecox* and predators were excluded using the same wire mesh cage previously described. Transplanted seedlings were obtained using fresh seeds collected from the local population and germinated in a shadehouse in 9 cm pots filled with soil from the habitat. Seedlings remained in the shadehouse for one month before being transplanted in the field. The experimental unit transplanted to the field had 15 seedlings and was replicated six times for each treatment, for a total of 24 units per habitat. Seedling survival was recorded each month during 18 months. For each dead seedling we recorded the probable cause of death as desiccation, cattle trampling and herbivory or predation.

2.3. Population dynamics

In the previously established area, all individuals found in the thornscrub ($n = 121$) and pasture ($n = 44$) plots were tagged and numbered. The smaller sample size in the pasture reflects the fact that pasture populations are composed of mainly adult individual as during land clearing, all seedlings, juveniles and pre-reproductive individuals are removed. For each individual, we measured height, number of branches, and the total stem length. Total stem length was estimated as the sum of all branch lengths, including the main stem axis. All surviving individuals were measured in November 2007 and 2008 in order to estimate annual growth. During the reproductive season of 2007 and 2008, we recorded the total number of mature fruits produced by each individual in order to estimate the mean number of fruits by size classes. We collected a random sample of 50 mature fruits in order to estimate the mean number of seeds produced by fruits and the mean seed production by different size classes.

2.4. Statistical analysis

Seed removal and germination were analyzed using analysis of variance (ANOVA), after angular transformation in order to meet the assumptions of the test (Gotelli and Ellison, 2004). Seedling survival was analyzed through the Logrank (*LR*) test of Peto and Peto (Pyke and Thompson, 1986) and mortality causes through a multivariate analysis of variance (MANOVA). All statistical analyses were carried out using SPSS (SPSS, 2003) and JMP (SAS Institute, 1997).

For the population dynamics analysis, plants from the thornscrub and pasture were classified in nine size classes according to their total length (Table 1). For each size class, we calculated permanence, transition, and retrogression probabilities as well as fecundity. Permanence was calculated as the proportion of individuals from a size class that remain in the same class after one time interval. Transition was calculated as the proportion of individuals from a size class that pass to the next class. Retrogression was calculated as the proportion of individuals from a size class that return to the previous class. Fecundity was calculated as the mean number of seedlings produced by adult individuals of each size class. For this estimation, we multiplied the mean number of

Table 1
Size categories used to describe the demography of *P. pecten-aboriginum* in the thornscrub and buffelgrass pasture.

Category	Total length (m)	Life cycle stage	Thornscrub <i>n</i>	Pasture <i>n</i>
1	0.00–0.50	Seedlings	9	–
2	0.51–1.00	Juveniles	11	–
3	1.01–2.00		17	–
4	2.01–3.00		15	1
5	3.01–5.00	Adults	13	–
6	5.01–10.00		12	1
7	10.01–35.00		18	14
8	35.01–55.00		13	15
9	>55.01		13	13

seeds produced by plant, the germination probability after 13 days and the seedling survival probability after one year in the experimental control treatments. The seed class was not included in the demographic model because this species lacks a persistent seed bank. Field observations suggest that a large number of seeds reaching the soil are immediately removed by granivores and most seeds germinate after the first summer rains (Morales-Romero, pers. obs.). We built a Lefkovich matrix model to calculate the finite rate of population growth (λ) for the periods 2006–2007 and 2007–2008. The equation used to analyze the population dynamics was:

$$n_{(t+1)} = An_{(t)}$$

where, n indicates a column vector whose elements are the number of individuals in each size class at time t or $t+1$, and A represents a square matrix with permanence, transition, retrogression and fecundity from one time interval to the next. The analysis was carried using the program Démographe (Nantel, 2004). Confidence intervals (95%) for λ were calculated using a Monte Carlo simulation program (Alvarez-Buylla and Slatkin, 1993). The relative contribution of different demographic processes (permanence, transition, retrogression, and fecundity) and size classes (Table 1) to the population growth rate was evaluated through elasticity analysis (Silvertown et al., 1993). The matrix model was constructed only for the thornscrub population because it was not possible to estimate permanence, transition, retrogression and fecundity for several size classes in the pasture population, producing unconnected matrices for both time periods.

In order to explore the effects of land conversion on the population dynamics of *P. pecten-aboriginum*, we performed numerical simulations using a mean matrix of the 2006–2007 and 2007–2008 matrices for the thornscrub population. Simulations employed modified matrix values in order to evaluate three ecological scenarios: 1) reducing fecundity, 2) reducing seedling establishment, and 3) reducing juvenile and adult plant survival. These three scenarios correspond to previous results (Morales-Romero and Molina-Freaner, 2008), indicating that in the buffelgrass pasture, *P. pecten-aboriginum* exhibit lower fecundity, lower seedlings survival, and lower number of juvenile and adult individuals than the thornscrub.

3. Results

3.1. Seed removal, seed germination and seedling survival

Seed granivores showed a strong activity in both habitats. In thornscrub, large numbers of seeds were removed just one day after setting the experiment (Fig. 2a), whereas in buffelgrass pasture the same intensity was recorded during subsequent days (Fig. 2b). In thornscrub, significant differences in seed removal were detected

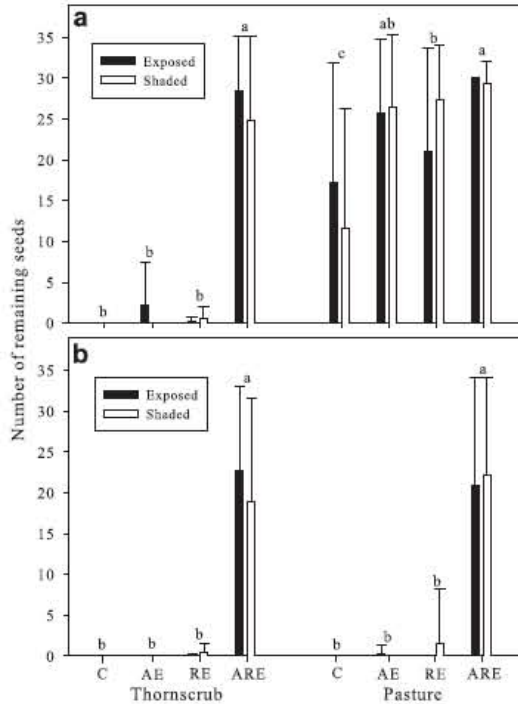


Fig. 2. Number of seeds that remain after the first (a) and tenth day (b) in the seed removal experiment set in the thornscrub and pasture. C, control; AE, ant exclusion; RE, rodent exclusion and ARE, ant/rodent exclusion treatments. Bars followed by a different lowercase letter indicate significant differences ($p < 0.05$).

between granivore exclusion treatments ($F = 585.75$, $d.f. = 3$, $P = 0.0001$), time ($F = 5.62$, $d.f. = 3$, $P = 0.001$), as well as their interaction ($F = 2.73$, $d.f. = 9$, $P = 0.006$). Ten days after starting the experiment, seeds only remained in ant and rodent exclusion treatments (Fig. 2b). Regarding sun-shade treatments, seed removal was similar between open spaces and under tree canopies in thornscrub ($F = 3.71$, $d.f. = 1$, $P = 0.056$) and in buffelgrass pasture ($F = 1.04$, $d.f. = 1$, $P = 0.3103$). In buffelgrass pasture, seed removal also showed significant differences between granivore exclusion treatments ($F = 225.49$, $d.f. = 3$, $P = 0.0001$), time ($F = 132.11$, $d.f. = 3$, $P = 0.0001$) and their interaction ($F = 11.0999$, $d.f. = 9$, $P = 0.0001$).

Seed germination showed differences between thornscrub and pasture. In thornscrub, granivore exclusion did not have significant effects ($F = 3.8$, $d.f. = 1$, $P = 0.07$). However, shade had significant effects ($F = 7.66$, $d.f. = 1$, $P = 0.01$) because seed germination was greater under tree canopies (1.06%) than in open spaces (0.1%). In contrast, granivore exclusion had significant effects on seed germination ($F = 11.41$, $d.f. = 1$, $P = 0.004$), while shade did not have significant effects ($F = 0.44$, $d.f. = 1$, $P = 0.52$) in buffelgrass pasture. Seed germination was greater in granivore exclusion treatment (16.8%) than in open treatments (0.2%).

Seedling survival was different in thornscrub and pasture (Fig. 3). In both habitats, predator exclusion (Thornscrub: $LR = 23.003$, $d.f. = 1$, $P = 0.0001$; Pasture: $LR = 432.04$, $d.f. = 1$, $P = 0.0001$) and protection from direct radiation (Thornscrub: $LR = 285.68$, $d.f. = 1$, $P = 0.0001$; Pasture: $LR = 77.91$, $d.f. = 1$, $P = 0.0001$) had significant effects on seedling survival. However, thornscrub seedlings survived for more than 550 days in all treatments, except in predator access and open space treatments. In contrast, in buffelgrass pasture

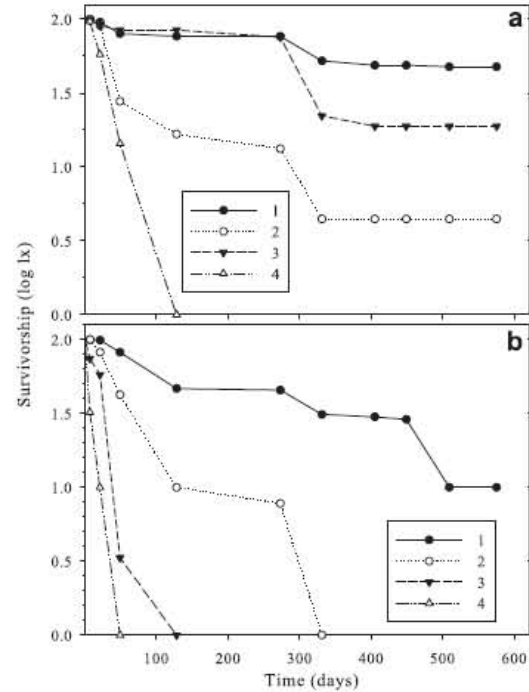


Fig. 3. Seedling survivorship curves ($\log I_x$) of *P. pecten-aboriginum* in two habitats. (a) Seedling survival under different treatments in the thornscrub and (b) Seedling survival under different treatments in the pasture. Treatments: 1, shaded with exclusion; 2, exposed with exclusion; 3, shaded without exclusion and 4, exposed without exclusion.

only those seedlings with predator exclusion and under trees were able to survive 550 days. Seedling survival in most other treatments was low and lasted less than 350 days. The average seedling survival in the control treatment was used for projection matrix.

Seedling mortality causes were different between thornscrub and buffelgrass pasture (Appendix 1a). In thornscrub, significant differences were detected between predator exclusion treatments (Wilks $\lambda = 0.651$, $d.f. = 3$, $P = 0.047$) and between radiation treatments (Wilks $\lambda = 0.631$, $d.f. = 3$, $P = 0.037$), but not in their interaction (Wilks $\lambda = 0.940$, $d.f. = 3$, $P = 0.764$). As expected, the proportion of seedlings that died by predation was greater in the treatment with access to predators, while no significant differences were detected between desiccation and cattle trampling (Appendix 1b). The proportion of seedlings that died by desiccation was greater in the treatment in open spaces than under trees, while no significant differences were detected between cattle trampling and predation (Appendix 1b). In buffelgrass pasture, mortality causes were different between predator exclusion treatments (Wilks $\lambda = 0.379$, $d.f. = 3$, $P = 0.0001$) and between radiation treatments (Wilks $\lambda = 0.528$, $d.f. = 3$, $P = 0.008$), although there was no interaction (Wilks $\lambda = 0.911$, $d.f. = 3$, $P = 0.634$). The proportion of seedling that died by predation was greater in the treatment open to predators, while no differences were detected between cattle trampling and desiccation (Appendix 1b). The proportion of seedlings dying by desiccation was greater in open space than under trees (Appendix 1b). However, the proportion of seedling that died by cattle trampling was greater under the shade of trees than in open spaces, while predation was similar between those treatments (Appendix 1b).

3.2. Population dynamics

During 2006–2007, only thornscrub plants from size class 9 showed significant differences in growth (Fig. 4). During 2007–2008, no significant differences were found among all size classes from the thornscrub and pasture (Fig. 4). Some plants from buffelgrass pasture decreased in size between periods, as 30% of plants from size class 9 returned to the previous size class during 2007–2008, due to branch mortality and loss (Morales-Romero, pers. obs.).

Fruit production was greater in thornscrub than in pasture, especially in the largest size class ($t = 2.14$, $d.f. = 20$, $P = 0.04$). In pasture, plants produced low numbers of fruits in all size classes during 2006–2007, while during 2007–2008, fruit production was greater. In thornscrub, only plants from size class 9 showed significant greater number of fruits ($t = 2.78$, $d.f. = 24$, $P = 0.01$) than other size classes during 2006–2007, while in 2007–2008, fruit production increased for all size classes.

The matrix model showed that finite rates of population growth and their 95% confidence intervals in thornscrub were 1.060 (1.057–1.062) for the 2006–2007 period and 1.086 (1.085–1.088) for 2007–2008. Size structure was conformed mainly by individuals from size classes 1, 2 and 5 during 2006–2007 (Appendix 2). During 2007–2008, most individuals were from size classes 1, 2 and 4 (Appendix 2). For both study periods, the stable size distribution derived from the matrix model differs from the observed size distribution (Period 2006–2007: $G = 19027.43$, $d.f. = 8$, $P = 0.0001$; Period 2007–2008: $G = 3954019.38$, $d.f. = 8$, $P = 0.0001$). The elasticity of the size classes varied between study periods (Fig. 5). During 2006–2007, adult plants from size classes 5 and 6 had the greatest contribution, while during 2007–2008, juveniles from size classes 2 and 4 showed the greatest values (Fig. 5a). Permanence was the demographic process with the highest relative contribution in both periods (87% in 2006–2007 and 86% in 2007–2008), followed by growth (11% and 12%, respectively) and fecundity (1% and 2%, respectively) (Fig. 5b).

Numerical simulations showed that decreasing adult fecundity and juvenile survival had no effect on the finite rate of population growth. Decreasing fecundity by 99% resulted in values of $\lambda = 1.02$, while a similar decrease in juvenile survival showed a value of $\lambda = 0.99$ (Fig. 6a). Similarly, the simultaneous decrease in the values of adult fecundity, survival and growth of seedlings and juveniles resulted in values of $\lambda = 0.99$ (Fig. 6a). In contrast, decreasing adult survival had a significant effect on the finite rate of population

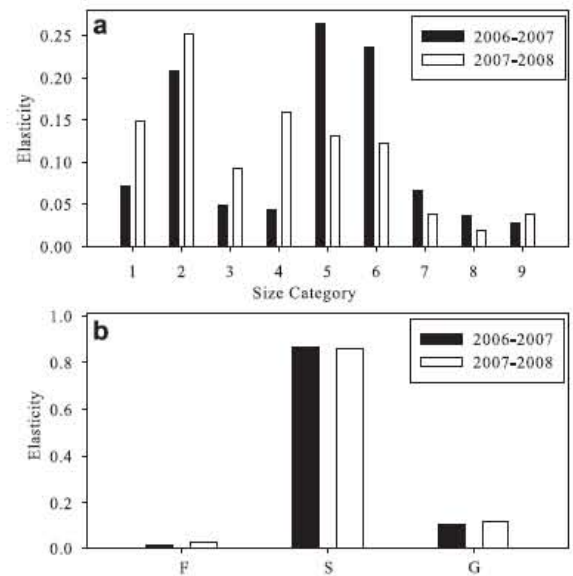


Fig. 5. Relative contribution of the different demographic processes to the value of λ according to the elasticity matrices obtained for the two study periods in the thornscrub. (a) Elasticity obtained for the different size categories and (b) elasticity obtained for the values of fecundity (F), survival (S) and growth (G).

growth. A 10% reduction in the original matrix values showed a change in λ from 1.1 to 0.91 (Fig. 6b).

4. Discussion

Our results suggest that conversion of thornscrub into buffelgrass pasture have significant effects on the demography of the columnar cactus, *P. pecten-aboriginum*. Under active pastures, seedling establishment is inhibited affecting the population structure and dynamics. Other studies on the regeneration of native species under active pastures have found similar results (Bakker et al., 2004; Vanderberghe et al., 2007) and suggest that those modified habitats create regeneration barriers difficult to surpass by many native species.

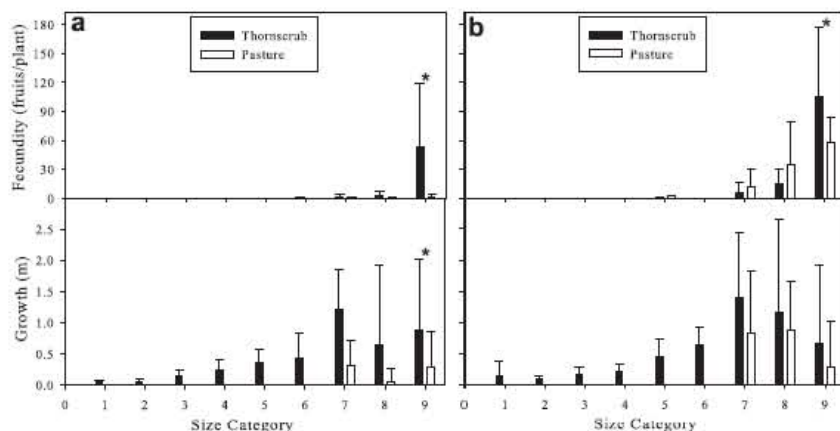


Fig. 4. Growth and fecundity of *P. pecten-aboriginum* under native thornscrub and buffelgrass pasture for the periods (a) 2006–2007 and (b) 2007–2008. Values followed by a symbol (*) indicate significant differences ($p < 0.05$).

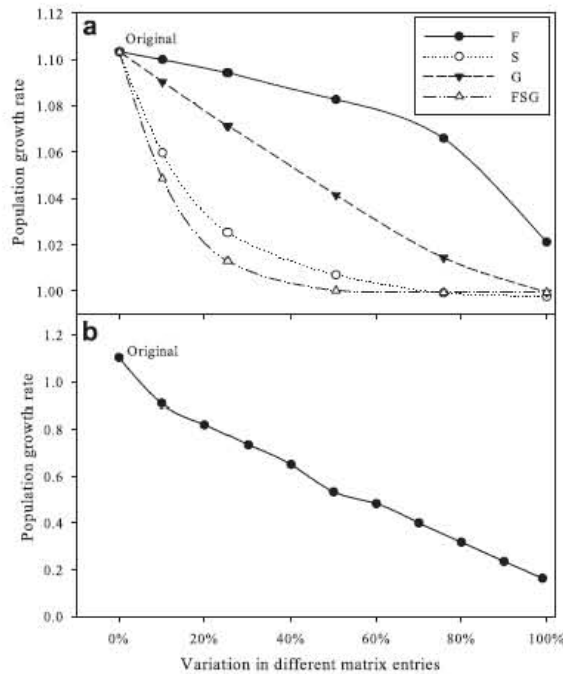


Fig. 6. Variation in population growth rate (λ) that results from discrete changes in matrix entries corresponding to: (a) for fecundity, survival and growth (the line FSG displays the modifications of fecundity (F), survival (S) and growth (G) at the same time); and (b) discrete changes corresponding to values of adult survival. The mean projection matrix (2006–2007, 2007–2008) was used to perform these simulations. The discrete values are represented by symbols connected with straight lines.

Our experiments on seed removal and germination suggest that seed removal is very high in both, thornscrub and pasture, contributing to the low germination values observed in the field. Other studies have documented that granivores have a significant effect on seedling emergence by removing a high proportion of seeds reaching the soil surface (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Sosa and Fleming, 2002; Méndez et al., 2004).

The seedling experiment suggests that the most important negative effect of land conversion is the inhibition of seedling establishment and regeneration. Seedlings transplanted to pasture lived for only 120 days and the major causes of mortality were desiccation and cattle trampling. In contrast, seedlings transplanted to thornscrub lived for more than 575 days and the major causes of mortality were desiccation and predation. Our results suggest that elimination of tree cover and potential nurse plants during land conversion, as well as cattle trampling, increase seedling mortality of this cactus species in buffelgrass pasture. Several studies have documented that perennial trees and shrubs facilitate the regeneration of columnar cacti by buffering solar radiation, increasing soil moisture and providing protection against seed predators, allowing seedling establishment (Turner et al., 1966; Steenbergh and Lowe, 1969, 1977; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 2003; Sosa and Fleming, 2002). Thus, it is possible that elimination of nurse plants (and safe sites for seedling establishment) and cattle trampling are the major regeneration barriers for *P. pecten-aboriginum* in buffelgrass pastures. However, it is also possible that interference with buffelgrass and its ability to rapidly extract water from the soil could act as regeneration barriers in active pastures. Thus, the competitive role of buffelgrass, restricting the regeneration

of this columnar cactus and other native species in active pastures needs to be studied.

The elimination of juvenile and young plants during land conversion and the low seedling survival in active pastures cause changes in the population structure of *P. pecten-aboriginum*. The pasture population is formed by adult plants from size classes 7 (10.01–35.00 m), 8 (35.01–55.00 m) and 9 (>55.01 m), whereas the thornscrub population is formed by all size classes. However, individuals from both habitats did not exhibit major differences in growth and fecundity. Stem growth and fruit production tended to be lower in pasture plants but those differences were in most cases not significant.

The analysis of the population dynamics showed that thornscrub population of *P. pecten-aboriginum* had values of $\lambda > 1$ for both study periods and that adult survival was the process with the greatest contribution to population growth. These results are similar to other studies with long-lived plants where adult survival is the life cycle stage with greatest contribution to population growth (Enright and Ogden, 1979; Oyama, 1993; Silvertown et al., 1993; Alvarez-Buylla et al., 1996). The numerical simulations showed that decreasing adult survival changed λ values from 1.1 to 0.91. This result suggests that elimination of adult plants might exert a considerable effect on the population dynamics of *P. pecten-aboriginum* in buffelgrass pastures. This result however should be interpreted cautiously because simulations were conducted using the matrix model for the thornscrub population. Furthermore, we found significant differences between the observed and the expected population structures indicating that our model may not properly describe the population dynamics of this species.

In conclusion, our results suggest that converting thornscrub into buffelgrass pastures decrease seedling establishment and affects the regeneration of *P. pecten-aboriginum*. The elimination of young plants during land conversion and the lack of regeneration cause significant changes in the population structure under active pastures. These processes together with the gradual mortality of adult plants might decrease the population growth rate of this columnar cactus in buffelgrass pastures. It is possible, however, that there may be a time lag in the response of this species to conversion and in the long term, the effect of buffelgrass conversion might be stronger. Future studies should analyze the demography of native species in thornscrub and pasture populations in order to draw general conclusions about the demographic effect of land conversion on the species persisting on pastures in our region.

Acknowledgments

We thank Adolfo Cárdenas for allowing us to work on his property and José Martínez for lab and field assistance. We also appreciate the financial support from CONACYT (Project 2006-60552) and the scholarship to DMR (No. 48525). DMR wishes to thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México.

Appendix. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.jaridenv.2011.09.005.

References

- Alvarez-Buylla, E., Slatkin, M., 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic methods. *Oikos* 68, 273–282.
- Alvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C., Martínez-Ramos, M., 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 387–421.

- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., Harris, A.T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of the Environment and Resources* 29, 261–299.
- Bakker, E.S., Olf, H., Vanderberghe, C., De Maeyer, K., Smith, R., Gleichman, J.R., Vera, F.W.M., 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41, 571–582.
- Castellanos-Villegas, A.E., Yanes, G., Valdez-Zamudio, D., 2002. Drought-tolerant exotic buffel-grass and desertification. In: Tellman, B. (Ed.), *Weeds Across Borders*. Proceedings of the North American Conference. The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, AZ.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242.
- Enright, N.J., Ogden, J., 1979. Application of transition matrix models in forest dynamics: *Aracaria* in New Guinea, and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* 4, 3–23.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Vilchis-Anaya, E., 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103, 349–359.
- Franklin, K.A., Lyons, K., Nagler, P.L., Lamplin, D., Glenn, E.P., Molina-Freaner, F., Markow, T., Huete, A.R., 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* 127, 62–71.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baes, P., 2003. Demographic trends in the cactaceae. *Botanical Review* 69, 173–203.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 1983. *Carta edafológica Sierra Libre H12-11, escala 1: 250 000 México*. D.F.
- Mendez, M., Duran, R., Olmsted, I., Oyama, K., 2004. Population dynamics of *Perocereus gaudieri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* 36, 492–504.
- Molina-Freaner, F., Castillo, R., Tinoco-Ojanguren, C., Castellanos-Villegas, A.E., 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13, 1853–1874.
- Morales-Romero, D., Molina-Freaner, F., 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 228–237.
- Nantel, P., 2004. *Démographie, Version 2.0.*. An Excel Add-in for Building and Running Matrix Populations Models Ottawa, ON, Canada.
- Oyama, K., 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. *Environment Update* 1, 17–32.
- Palm, C., Sanchez, P., Ahamed, S., Awiti, A., 2007. Soils: a contemporary perspective. *Annual Review of Environmental Resources* 32, 99–129.
- Pyke, D.A., Thompson, J.N., 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67, 240–245.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México D.F.
- SAS, Institute, 1997. *JMP Statistical Software Package, Version 3.1*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., Bishop, J.C., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75, 584–606.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81, 465–476.
- Sosa, V., Fleming, T.H., 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants. In: Fleming, T.H., Valiente-Banuet, A. (Eds.), *Columnar Cacti and Their Mutualists*. The University of Arizona Press, AZ.
- Statistical Package for the Social Science (SPSS), 2003. *Statistical Package, Release 12 for Windows*. University of Chicago, Chicago.
- Steenbergh, W.H., Lowe, C.H., 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50, 825–834.
- Steenbergh, W.H., Lowe, C.H., 1977. *Ecology of the Saguaro, II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth and Survival of the Young Plant*. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G., Booth, J.A., 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127, 95–102.
- Vandenbergh, C., Frelechoux, F., Moravie, M.A., Gadallah, F., Buttler, A., 2007. Short term effects of cattle browsing on tree sapling growth in mountain wooded pasture. *Plant Ecology* 188, 253–264.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79, 961–971.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S., 2004. Population dynamic of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170, 167–184.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499.

Supplementary material

Appendix 1. (a) Causes of mortality (drying, cattle trampling, predation) and survival of seedlings under different experimental treatments, and (b) results of the MANOVA for the seedlings experiment in the thornscrub and pasture after 575 days of the transplant.

(a)	Thornscrub (%)		Pasture (%)	
Shaded with exclusion				
Drying	39.9		37.8	
Cattle trampling	12.1		52.2	
Predation	0		0	
Survival	48		10	
Exposed with exclusion				
Drying	69		73.3	
Cattle trampling	20		26.7	
Predation	7		0	
Survival	4		0	
Shaded without exclusion				
Drying	32.2		10	
Cattle trampling	6.7		81.1	
Predation	42.2		8.9	
Survival	18.9		0	
Exposed without exclusion				
Drying	76.7		66.7	
Cattle trampling	11.1		26.6	
Predation	12.2		6.7	
Survival	0		0	

(b)	Thornscrub			Pasture		
	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Exclusion treatment						
Drying	0.000	1	0.990	4.065	1	0.057
Cattle trampling	0.264	1	0.613	0.238	1	0.631
Predation	7.246	1	0.014	8.859	1	0.007
Shaded/Exposed						
Drying	5.079	1	0.036	13.466	1	0.002
Cattle trampling	0.216	1	0.647	7.487	1	0.013
Predation	0.055	1	0.816	0.039	1	0.845

Appendix 2. Projection matrices and stable size distributions (w) of *P. pecten-aboriginum* corresponding to (a) 2006-2007 and (b) 2007-2008.

Categories (n_{t+1})	Categories (n_t)									wp	wo
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
(a) $\lambda=1.060$ (1.057±1.062)											
1	0.714					2.976	5.208	7.227	113.083	0.163	0.067
2	0.286	0.99								0.708	0.106
3		0.01	0.692							0.019	0.125
4			0.308	0.636						0.015	0.106
5				0.364	0.99					0.082	0.125
6					0.01	0.99				0.010	0.115
7						0.01	0.875	0.2		0.001	0.154
8							0.125	0.7	0.182	0.001	0.096
9								0.1	0.818	0.001	0.106
(b) $\lambda=1.086$ (1.085±1.088)											
1	0.929				7.439	1.487	19.178	29.573	184.775	0.541	0.121
2	0.071	0.99								0.409	0.103
3		0.01	0.818							0.015	0.095
4			0.182	0.923						0.018	0.112
5				0.077	0.882					0.007	0.147
6					0.118	0.99	0.0625			0.008	0.086
7						0.01	0.875	0.1		0.001	0.138
8							0.0625	0.8		7.5×10^{-5}	0.086
9								0.1	0.99	7.2×10^{-5}	0.112

wp = predicted-size structure; wo = observed-size structure

7. Capítulo III



CAMBIOS EN EL MICROCLIMA ASOCIADOS A LA CONVERSIÓN DEL MATORRAL A PRADERA DE BUFFEL EN EL NOROESTE DE MÉXICO.

Cambios en el microclima asociados a la conversión de matorral a pradera de buffel en el noroeste de México

Resumen

El establecimiento del zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) ha convertido grandes áreas de matorral natural en praderas de uso ganadero en el noroeste de México. A pesar de la gran extensión ocupada por las praderas de este pasto exótico, pocos estudios han documentado sus efectos en un nivel microclimático. En este trabajo, hacemos uso de datos de temperatura y humedad para documentar los cambios estacionales ocurridos en el microclima local como consecuencia de la conversión. Para ello, utilizamos una descripción detallada que incluye un año de mediciones de humedad del suelo y temperatura del suelo y del aire en un matorral natural con una pradera de buffel adyacente, en espacios sombreados y expuestos a la radiación solar. La temperatura del aire de la pradera superó por $\sim 1^\circ \text{C}$ al matorral durante los meses más fríos del año. La temperatura media del suelo fue ligeramente más alta en el matorral durante la época seca, aunque con el inicio de las lluvias de verano, la pradera superó al matorral con diferencias de $\sim 2^\circ \text{C}$. Las temperaturas máximas mensuales del suelo al término de la estación húmeda fueron mayores en la pradera que en el matorral con diferencias que alcanzaron los 6°C . Por su parte, las mediciones de humedad del suelo revelaron mayor porcentaje en el matorral en comparación con la pradera para todo el período de evaluación, a pesar del bajo contenido volumétrico de agua detectado en el lugar ($< 5\%$). Nuestros datos sugieren que la conversión del matorral a pradera de buffel afecta las condiciones del microclima original, lo cual pudiera tener una influencia en los procesos naturales de regeneración de praderas.

Changes in microclimate associates to conversion of thornscrub to buffelgrass pasture in northwestern Mexico

Abstract

The establishment of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) has converted large areas of natural thornscrub to pastures for livestock in northwestern Mexico. Despite this great extension, few studies have documented the effects of land conversion on the microclimatic level. In this paper we use moisture and temperature data to document the seasonal changes on local microclimate as a result of conversion to buffelgrass pasture. We use a detailed description that includes one year of measurements of soil moisture, and air and soil temperatures from buffelgrass pasture and adjacent undisturbed thornscrub. Our results indicate that air temperature from pasture were ~ 1 °C higher than thornscrub during the coldest months from the year. The mean soil temperatures from thornscrub were slightly greater during the dry season, but with the start of summer rains, the pasture exceeded the thornscrub with differences of ~ 2 °C. Differences for maximum soil temperatures were higher in the pasture than thornscrub at the end of the rainy season with differences that exceeded 6 °C. The soil moisture measurements revealed higher levels in the thornscrub than pasture for the entire study period despite the low levels detected in the area ($< 5\%$). Our data suggest that conversion of thornscrub to buffelgrass pasture affects the conditions of the original microclimate, disrupting apparently the natural process of regeneration of pastures.

1.- INTRODUCCIÓN

Actualmente, los ecosistemas naturales se encuentran bajo una fuerte presión por parte de las actividades humanas que causan diferentes perturbaciones en el ambiente (Foley, 2005). La deforestación, la desertificación, la conversión a praderas de pastos y áreas de cultivos agrícolas, y la introducción de técnicas de riego, constituyen modificaciones en el paisaje que con frecuencia provocan cambios en el clima de cualquier ecosistema terrestre (Pielke, 1998). De esta forma, el uso y el cambio de uso del suelo se consideran como uno de los factores que afectan el clima a través de alteraciones en el intercambio de energía, agua y gases de invernadero entre la vegetación y la atmósfera (Bounoua et al., 2004).

Diversos estudios y modelos ecosistémicos reconocen que un componente importante de la dinámica de un ecosistema puede caracterizarse por el balance de agua y energía, y la estructura del dosel (Kucharik et al., 2000; Bonan, 2002; Maass, 2003). Con respecto al balance de agua, la fuente principal proviene de la precipitación pluvial, y es considerada como un elemento básico al controlar las tasas y demandas de evapotranspiración por parte de la vegetación y generar escorrentía e infiltración (Maass, 2003). En cuanto al balance de energía, la fuente principal proviene de la radiación solar, la cual además de alimentar el proceso de fotosíntesis, calienta el ambiente y mantiene en movimiento al agua en sus diferentes estados (Maass, 2003). En el caso de la estructura del dosel (p. ej. biomasa, índice de área foliar y composición vegetal), se le considera como un elemento crucial para el mantenimiento y la regulación del microclima, ya que a través de su estructura morfológica, amortigua la radiación solar e intercepta el agua pluvial (Bounoua et al., 2002; 2004). La estructura del dosel desempeña un papel importante en la

modulación del balance energético, donde intervienen diversos procesos como el flujo de calor sensible y latente, el flujo de calor del suelo y la fotosíntesis (Bonan, 2002). Del total de radiación solar neta que se recibe, una parte interviene en los procesos de fotosíntesis y una gran proporción (> 80%) se consume en calentar el aire (flujos de calor sensible) y/o en evaporar el agua (flujos de calor latente) (Maass, 2003). Asimismo, los flujos de calor del suelo provocan que durante el día el suelo se caliente, y durante la noche, se irradie el calor de regreso a la atmósfera (Bonan, 2002). Todos estos flujos de calor en conjunto con el flujo de agua, son procesos clave en la dinámica funcional de cualquier ecosistema, pues controlan el ambiente térmico del suelo y del aire (Maass, 2003). Sin embargo, cualquier modificación en la estructura del dosel puede alterar estos flujos superficiales y por consiguiente modificar el microclima en sus diferentes escalas (Bounoua et al., 2002).

Un ejemplo clásico de cambio en la estructura vegetal es la conversión de la vegetación natural a praderas de pastos. Actualmente, grandes extensiones de bosques tropicales, subtropicales y matorrales desérticos han sido convertidos a praderas de pastos para facilitar las actividades ganaderas (Conant et al., 2001; Lambin et al., 2003). Los bosques tropicales son los ecosistemas que más han sido estudiados desde una perspectiva microclimática. Con el cambio de cobertura vegetal, diversos autores han documentado alteraciones en el balance energético y modificaciones asociadas con el balance del agua, específicamente en la evapotranspiración (ET), la humedad disponible y los procesos de infiltración y escorrentía (Bonan, 2002; Pielke et al., 2002; Betts, 2011; Wolf et al., 2011). Por ejemplo, Bonan (2002), documenta pérdidas considerables en la humedad del suelo debido al aumento en el escurrimiento luego de haber reducido la cobertura vegetal. Igualmente, Xue y Shukla (1993) sugieren que la pérdida de cobertura vegetal en la región

africana del Sahel reduce los flujos de humedad, y en consecuencia modifica la evaporación en el lugar. En cuanto al balance energético, diversos estudios también han registrado evidencia de cambios asociados a la conversión; en particular, modificaciones en la transferencia de calor y cambios sobre los flujos de calor sensible (CS) y latente (CL) que modifican la temperatura del lugar (Goel y Norman, 1992; Giambelluca et al., 2000; Twine et al., 2004). Por ejemplo, en la región de Santa Cruz, Bolivia, las temperaturas máximas del aire en las áreas convertidas son hasta 2° C mayores que en la vegetación natural (Bounoua et al., 2004). No obstante, se ha sugerido que los cambios en el balance energético y del agua ocurren de forma simultánea; es decir, con el cambio en el flujo de humedad en las áreas convertidas, disminuye la evaporación (i.e. cambios en el flujo de CL) que en consecuencia, contribuye al aumento en la temperatura superficial (Shukla et al., 1990; Sud et al., 1996; Costa y Foley, 2000). Sin embargo, la magnitud de los procesos anteriores dependerá de las condiciones climáticas locales y de la estacionalidad. En diversos modelos que simulan los efectos de la conversión en el microclima, se predicen cambios en el flujo de humedad y aumentos en las temperaturas del suelo y del aire (Dickinson y Kennedy, 1992, Polcher, 1995; Hofman y Jackson, 2000). No obstante lo anterior, nuestro conocimiento sobre la influencia de la conversión en el microclima para los ecosistemas desérticos es todavía muy limitado.

En las zonas áridas del norte de México, la pérdida de cobertura vegetal se debe principalmente a los desmontes para el establecimiento de praderas de zacate buffel (*Pennisetum ciliare* [L.] Link), las cuales son usadas para producir forraje para el ganado. Esta gramínea exótica se ha establecido con éxito en los matorrales desérticos debido a su gran capacidad para responder positivamente a las precipitaciones erráticas, y su tolerancia

a la sequía y al pastoreo (Sanderson et al., 1999; Ramírez et al., 2001). En particular, se estima que el zacate buffel ocupa cerca de 1.6 millones de hectáreas en el estado de Sonora (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). Sin embargo, sabemos muy poco sobre la forma en que responden los matorrales naturales a la perturbación asociada a la conversión y establecimiento de praderas. Los pocos estudios que han evaluado cómo responde el microclima en este ambiente desértico, documentan modificaciones en la humedad y temperatura del aire y del suelo asociadas a diferentes intensidades de pastoreo en el matorral nativo (Balling, 1998) y a la conversión del matorral a praderas de buffel (Castellanos et al., 2010). En cuanto a las diferencias en intensidad de pastoreo, se conoce que en el desierto sonorense, a lo largo de la frontera México-EUA, la parte de México ha sido intensamente pastoreada, dando como resultado más suelo expuesto y un albedo mayor que en el sur de Arizona (Balling, 1998). Con ello, se ha encontrado que las temperaturas medias superficiales durante el verano en la parte de México son 4° C más calientes en comparación con las localidades del sur de Arizona. Este incremento de calor superficial del lugar podría asociarse con una disminución en la humedad del suelo en la parte de México (Balling, 1998). Con relación a la conversión de praderas de buffel, se tiene evidencia de cambios estacionales y diurnos que traen como consecuencia temperaturas más altas en el suelo (Castellanos et al., 2010). Además, se han documentado disminuciones en la ET, aumentos en el escurrimiento y pérdidas en la infiltración, lo cual sugiere un microclima con mayor variación en las praderas con respecto al matorral natural (Castellanos et al., 2010). No obstante lo anterior, no existen estudios que documenten de forma detallada, continua y durante todo el año el microclima de las praderas, ya que los estudios previos se restringen a períodos cortos de tiempo.

En este trabajo se documenta y compara el microclima de un matorral natural y una pradera de buffel, utilizando datos de humedad y temperatura del suelo y del aire como un intento de evaluar cómo responde el microclima a la conversión. Específicamente, se comparan mediciones de un año (03/2008-03/2009) entre un matorral natural utilizado como control y una pradera de zacate buffel adyacente, con el fin de documentar la variación existente entre las diferentes estaciones del año. Se espera que la pradera de buffel registre una dinámica microclimática diferente al matorral natural, en particular con modificaciones estacionales en la humedad superficial y la temperatura del suelo y del aire.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en el Rancho El Diamante (28° 41' N, 110° 15' W), localizado al oriente de la ciudad de Hermosillo, Sonora, México. En el lugar, la temperatura media anual es de 22° C y la precipitación media anual es de 498 (± 48.1) mm; en esta área, el 80% de la precipitación anual cae entre los meses de julio a septiembre con un C.V. del 25% (1982-2006, Comisión Nacional del Agua, Delegación Hermosillo, Sonora). En la región, el material parental está constituido por rocas sedimentarias del período Terciario (INEGI, 1988). Los suelos dominantes son regosoles y litosoles con xerosol lúvico y feozem háplico (INEGI, 1988). La vegetación del lugar es un matorral espinoso (Martínez-Yrizar et al., 2010), caracterizado por cactáceas columnares [*Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum, *S. alamosensis* (Coulter) Gibson & Horak, y *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose], y especies arbóreas [*Cercidium praecox* (Ruíz & Pav.) Harms, *C. microphyllum* (Torr.) Rose & Johnston, *Prosopis glandulosa* Torrey, *Olneya tesota* A. Gray, *Jatropha cordata* (Orteg.) Muell., *Ipomoea arborescens*

(Hum. & Bonpl.) G. Don, y *Guaiacum coulteri* A. Gray] (ver Turner et al., 1995). En este sitio se seleccionó un matorral natural con una pradera de buffel adyacente la cual fue establecida en el verano de 2003. La cobertura vegetal en el matorral es del 74.6% (Molina-Freaner et al., 2004), mientras que en la pradera es solo del 8.78% (Tinoco-Ojanguren C., datos no publicados).

2.1.- Mediciones de temperatura y humedad

Tanto en el matorral como en la pradera adyacente de buffel se colocaron sensores que registraron la temperatura del suelo (HOBO U10, temperature dataloggers) y del aire (HOBO H8, Pro Series dataloggers). Todos los sensores se probaron y calibraron inicialmente en el laboratorio para constatar que las mediciones fueran comparables, posteriormente se colocaron en ambos sitios para registrar las temperaturas durante un año (03/2008-03/2009). En cada tipo de vegetación se instalaron 11 sensores: diez fueron colocados para medir la temperatura del suelo a 1 cm de profundidad, ya que la existencia de diferencias no podrían ser apreciables a mayor profundidad, además de que a esta profundidad ocurren diversas actividades superficiales que dependen de la temperatura (ej. germinación de semillas, actividad microbiana). Se utilizaron cinco sensores para espacios expuestos a la radiación solar en sitios ubicados entre plantas y cinco sensores para espacios con sombra debajo de la leguminosa *Cercidium praecox*. Todos los espacios donde se colocaron los sensores fueron seleccionados al azar, en el caso de los espacios con sombra, las plantas seleccionadas no superaban los 5 m de altura. Los dos sensores restantes registraron la temperatura del aire; se instaló uno en la pradera y otro en el matorral a una altura de 1.5 m (\pm 10 cm) debajo de la sombra de esta misma leguminosa. El total de sensores colocados para ambos sitios fue de 22.

En el matorral y en la pradera se midió la humedad del suelo en dos profundidades (5 y 20 cm) debido a las diferencias que existen en cantidad y actividad de la rizosfera respecto al régimen de humedad del suelo. Para medir el contenido volumétrico de agua del suelo se utilizó un medidor tipo HH2 Delta T con un sensor theta-probe (Delta-T, Devices Ltd.). Las mediciones fueron registradas durante un año, iniciando en marzo de 2008 y dando seguimiento cada dos meses hasta marzo de 2009, excepto en la estación húmeda (julio, agosto y septiembre), en la que se realizaron mediciones cada 15 días. Cada registro se realizó en el mismo lugar donde se colocaron los sensores de temperatura. Tanto en la pradera como en el matorral se midió la humedad en espacios expuestos a la radiación solar y debajo de la leguminosa *C. praecox*, utilizando para ello cinco repeticiones en cada medición. De esta forma, cada medición de cada profundidad se realizó poco antes del amanecer para minimizar el efecto de la variación diurna durante el traslado de la pradera de buffel al matorral natural.

2.2.- *Análisis de datos*

Para caracterizar las condiciones microambientales del matorral y la pradera de buffel, se calculó el promedio y la desviación estándar mensual a partir de las mediciones registradas de temperatura del aire y del suelo. Los resultados obtenidos se compararon entre el matorral y la pradera de buffel, y entre dos tratamientos experimentales: expuesto a la radiación solar y bajo sombra. Los valores que corresponden a la humedad y a las temperaturas máximas y mínimas del suelo se analizaron con un ANOVA de medidas repetidas. Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico JMP, con un nivel de significancia de 0.05 (SAS Institute, 1997).

3.- RESULTADOS

3.1.- Temperaturas medias mensuales del aire y del suelo

En la figura 1, se observa la variabilidad anual de la temperatura media mensual del aire y del suelo del matorral y la pradera de buffel. Los valores medios mensuales de la temperatura del aire no muestran diferencias pronunciadas entre el matorral y la pradera durante los meses secos. Sin embargo en la pradera, al terminar la estación húmeda y a partir del mes de octubre, se detectó un aumento de $\sim 1^{\circ}$ C en relación con el matorral que se mantuvo hasta el mes de marzo (Fig. 1a). En cuanto a los valores de la temperatura media del suelo, tanto en la pradera como en el matorral se registró un patrón similar entre el suelo expuesto y bajo la sombra para todo el período de estudio; sin embargo, en el suelo expuesto se detectaron temperaturas más altas, que alcanzaron los 40° C (Fig. 1b y 1c). Durante los meses de verano (junio-septiembre), para el suelo expuesto del matorral se detectaron valores de temperatura que superaron en $\sim 1.5^{\circ}$ C a los valores de la pradera (Fig. 1b). Sin embargo, esta situación se invirtió a partir del mes de octubre y permaneció así hasta el mes de febrero donde el suelo de la pradera registró diferencias de temperatura de $\sim 2^{\circ}$ C, por arriba del matorral (Fig. 1b). Por su parte, la temperatura del suelo bajo la sombra mostró valores mas altos en la pradera con diferencias de más de 2° C respecto al matorral solo para los meses de octubre y noviembre (Fig. 1c).

3.2.- Diferencias temporales

En cuanto a las temperaturas máximas y mínimas mensuales del suelo, las diferencias entre el matorral y la pradera fueron más evidentes entre las máximas en el período más frío del año (octubre-marzo) tanto para el suelo expuesto como bajo la sombra (Fig. 2a y 2b). Durante estos meses, el suelo expuesto y bajo la sombra en la pradera alcanzaron mayor temperatura que en el matorral durante el día, con diferencias que en

algunos casos superaron los 6° C (Fig. 2a y 2b). Durante el período de tiempo analizado (octubre-marzo) las temperaturas máximas del suelo de la pradera fueron mayores a las del matorral con diferencias que alcanzaron a ser significativas tanto para el suelo expuesto ($F= 27.2904$, g. l.= 1, $P<.0001$), como para el suelo bajo la sombra ($F= 38.5404$, g. l.= 1, $P<.0001$). Al comparar las temperaturas mínimas entre el matorral y la pradera de buffel, no se detectaron diferencias significativas en el suelo expuesto ($F= 0.3074$, g. l.= 1, $P=0.5796$), ni bajo la sombra ($F= 1.2566$, g. l.= 1, $P=0.2630$).

Durante los días del mes más caliente del año (junio), la temperatura del suelo expuesto del matorral y de la pradera registraron máximas superiores a los 64° C. En contraste, las temperaturas máximas bajo la sombra no alcanzaron más de 55° C (Fig. 3a y 3b). Es decir, se registraron diferencias de 9° C entre el suelo expuesto y bajo la sombra con diferencias que alcanzaron a ser significativas en ambos casos ($F= 253.33$, g. l.= 1, $P<.0001$ y $F= 138.85$, g. l.= 1, $P<.0001$ respectivamente). Al comparar las temperaturas máximas del mes de junio entre el matorral y la pradera de buffel, no se detectaron diferencias (suelo expuesto: $F= 2.9520$, g. l.= 1, $P=0.0868$ y suelo bajo sombra: $F= 0.1778$, g. l.= 1, $P=0.6735$). De igual forma, las temperaturas mínimas tampoco mostraron diferencias (suelo expuesto: $F= 0.0271$, g. l.= 1, $P=0.8693$ y suelo bajo sombra: $F= 1.0033$, g. l.= 1, $P=0.3173$). Sin embargo, al comparar las temperaturas del suelo durante los meses más fríos del año, se detectaron diferencias considerables entre el matorral y la pradera (Fig. 3c y 3d). En particular, durante el mes de noviembre, la temperatura del suelo expuesto de la pradera superó a la del matorral en poco más de 7° C durante la mayor parte del mes (Fig. 3c), con diferencias que alcanzaron a ser significativas ($F= 70.5483$, g. l.= 1, $P<.0001$). De igual forma, las temperaturas máximas bajo sombra en la pradera, superaron en ~6° C a las

del matorral (Fig. 3d), alcanzando diferencias significativas ($F= 68.3595$, g. l.= 1, $P<.0001$). En cuanto a las temperaturas mínimas del suelo bajo sombra, la pradera mostró valores de más de 3° C con respecto al matorral (Fig. 3d), con diferencias que alcanzaron a ser significativas ($F= 35.2603$, g. l.= 1, $P<.0001$). Sin embargo, las temperaturas mínimas del suelo expuesto no mostraron diferencias significativas entre matorral y pradera ($F= 2.6958$, g. l.= 1, $P=0.1017$).

3.3.- Humedad del suelo

El análisis de humedad del suelo para el matorral y la pradera mostró que el contenido volumétrico de agua (θ) no fue mayor que 5% en todo el período de estudio, aún en los meses más húmedos del año (Fig. 4). El mayor porcentaje de humedad del suelo fue detectado en el matorral. Nuestro análisis muestra que la humedad en el matorral fue significativamente mayor que en la pradera para todos los períodos de medición ($F= 11.0484$, g. l.= 1, $P=0.0010$), destacando en los meses de agosto y septiembre (Fig. 4). De igual forma, se detectaron diferencias significativas entre las dos profundidades de suelo muestreadas ($F= 27.7888$, g. l.= 1, $P<.0001$). Sin embargo, tanto para la pradera como para el matorral, no se detectaron diferencias entre el suelo expuesto ($F= 2.5713$, g. l.= 1, $P=0.1095$) y el suelo bajo la sombra ($F= 2.6743$, g. l.= 1, $P=0.1912$).

4.- DISCUSIÓN

Nuestros resultados sugieren que la conversión de matorral a pradera de buffel modifica varios componentes del microclima: contenido de humedad y la temperatura del suelo y del aire. Los resultados obtenidos muestran que durante el período invernal, las diferencias entre el matorral y la pradera fueron más pronunciadas para las temperaturas máximas del suelo. En cuanto a la humedad del suelo, el suelo del matorral mostró valores

más altos que el suelo de la pradera. Es probable que en las praderas activas de buffel, la reducción de cobertura vegetal y el bajo contenido de humedad superficial que persiste al término de la temporada de lluvias, contribuyan al aumento en la temperatura del suelo y del aire en los meses más fríos del año. En general, nuestros resultados son congruentes con otros estudios sobre el microclima en áreas convertidas a praderas de pastos (Salati y Nobre, 1991; Liechty, 1992; Bounoua et al., 2004).

4.1.- Temperaturas medias mensuales del suelo y del aire

Los resultados obtenidos indican que tanto la temperatura del suelo como del aire en la pradera, superaron a la del matorral durante los meses más fríos del año. Se ha sugerido que estas diferencias pueden ser atribuibles a diversos factores como: la pérdida del dosel, la escasa humedad superficial, diferencias en los flujos de calor y la estacionalidad (Balling et al., 1998; Betts, 1999; Hoffman y Jackson, 2000; Beltrán-Przekurat et al., 2008). Sin embargo, solamente la pérdida del dosel podría estar contribuyendo de manera más amplia al aumento en la temperatura del suelo y del aire. Con la pérdida de dosel y los cambios en la estructura vegetal se modifica el balance de energía (cambios en el flujo de CS y CL) y el balance de agua (i.e. pérdida de intercepción de agua por el escaso dosel, aumentos en el escurrimiento y disminuciones en la infiltración) (Bonan, 2002). De esta forma, el aumento de temperatura del suelo y del aire en la pradera de buffel podría deberse a la nueva estructura vegetal y a la disminución de la disponibilidad de agua en el lugar (ver *Humedad del suelo*). Una comunidad que sufre grandes pérdidas de dosel como ocurre en la pradera quedará expuesta regularmente a menores cantidades de humedad superficial. Sin embargo, durante la estación húmeda, la evaporación en la pradera será menor que la del matorral natural debido al cambio en la estructura vegetal y en consecuencia, la temperatura

superficial y cercana a la superficie aumentará. Nuestros resultados sugieren que este aumento en la temperatura del suelo y del aire en áreas convertidas ocurre especialmente en condiciones de menor disponibilidad de agua, lo cual ya ha sido observado en modelos que simulan los efectos de la conversión (Xue y Shukla, 1993; Polcher, 1995; Hofman y Jackson, 2000). No obstante, la importancia de este proceso podría depender además de las condiciones locales, de la magnitud de la superficie convertida y de la estacionalidad (Betts, 1999).

4.2.- Diferencias temporales

Los resultados de las temperaturas máximas indican que el suelo de la pradera de buffel experimenta temperaturas diurnas más altas que el matorral durante la época más fría del año. A pesar de que la pérdida del dosel en la pradera parece desempeñar un papel considerable, puede existir un patrón estacional y otros factores determinantes que contribuyen a modificar el flujo de calor en el lugar. Al respecto, existe evidencia de cambios morfológicos y fisiológicos en la vegetación luego de la conversión, que a diferencia de la vegetación natural adyacente, en condiciones de humedad aumentan el flujo de calor durante la estación de crecimiento (Bounoua et al., 2002; 2004). Se ha documentado que durante la época seca del año, las praderas de buffel no están activas vegetativamente por lo cual su dinámica microclimática difiere en disponibilidad de humedad (Castellanos et al., 2010). En los ecosistemas secos, la disponibilidad de humedad es uno de los factores determinantes en los patrones de cualquier actividad biológica (Gebauer y Ehleringer, 2000). Se ha demostrado que la actividad biológica del zacate buffel aumenta durante el verano cuando se presenta la mayor parte de la precipitación (De la Barrera y Castellanos-Villegas, 2007). Asimismo, se ha sugerido que los pastos C₄ (como

el zacate buffel) a diferencia de los C₃, además de utilizar el agua disponible de una forma eficiente y tolerar temperaturas extremas, tienden a modificar la tasa de transpiración y el flujo de CL, lo cual induce al calentamiento en su alrededor (Bounoua et al., 2002; De la Barrera y Castellanos-Villegas, 2007). Con el inicio de la temporada de lluvias, la actividad biológica del buffel podría estar contribuyendo de manera más amplia al aumento de la temperatura superficial. Nuestros resultados coinciden con otros estudios que sugieren que el aumento en la temperatura superficial representa modificaciones en la fuente de calor local (i.e. CS y CL) asociadas a cambios biológicos en la vegetación ocasionados por la conversión (Pan et al., 1999; Bounoua et al., 2002). No obstante, las consecuencias de microclimas más variables en las praderas de buffel podrían incrementar con el tiempo, y en consecuencia afectar diversos procesos ecológicos (i.e. germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas).

4.3.- Humedad del suelo

La humedad del suelo en el matorral fue mayor que en la pradera durante el período de estudio a pesar del bajo contenido volumétrico de agua. Otros estudios relacionan la pérdida de humedad con diversos factores como: cambios en la estructura vegetal, pérdida de interceptación de lluvia por cambios en el dosel, disminución en los almacenes de agua del suelo, aumento del escurrimiento superficial, pérdidas de humedad por evaporación y disminuciones en la infiltración (Bounoua et al., 2002; 2004; Betts, 2011). A pesar de que nuestros resultados son congruentes con todos los factores anteriores, algunos de ellos ocurren de forma simultánea y contribuyen de manera más amplia a la pérdida de humedad en el suelo de las praderas. Por ejemplo, con el cambio de estructura vegetal, se pierde el amortiguamiento de la radiación solar y la interceptación del agua pluvial, resultando en

grandes pérdidas de humedad superficial (Betts, 2001). De igual forma, otros factores como el pastoreo podrían favorecer también la pérdida de humedad en el suelo de las praderas. Al respecto, se ha documentado que el pastoreo aumenta el área de superficie sin vegetación, lo cual además de compactar el suelo, conduce a una baja infiltración y aumentos en la escorrentía (Balling et al., 1998; Bremer et al., 2001). No obstante, es posible que otros factores asociados al zacate buffel como la eficiencia en el uso del agua y/o el uso estacional de la precipitación, desempeñen un papel importante en el balance hídrico dentro de las praderas. Se ha sugerido que las lluvias de otoño son poco utilizadas por las praderas de buffel en contraste con su aprovechamiento en forma inmediata durante los meses de verano (Castellanos et al., 2010). Sin embargo, es posible que la combinación de los procesos anteriores estén involucrados en la pérdida de humedad del suelo de las praderas.

4.4.- Impacto ecológico

El incremento de temperatura del suelo de la pradera detectado durante los meses fríos, podría tener implicaciones ecológicas considerables en los procesos de regeneración de plantas nativas. Diversos estudios han mostrado que las copas de árboles y arbustos perennes en zonas áridas y semiáridas facilitan el establecimiento de plántulas debido a que amortiguan la radiación solar e incrementan la humedad del suelo, permitiendo la regeneración (Turner et al., 1966; Steenbergh y Lowe, 1977; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 2003). Sin embargo, al eliminar la mayor parte del dosel natural durante la conversión a praderas, se pierde un número considerable de plantas nodrizas y presumiblemente se afectan los procesos de regeneración. La información disponible indica que el establecimiento de nuevas plántulas ocurre solamente en el matorral natural y no en la pradera buffel (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008;

Morales-Romero et al., 2012). La escasa protección del dosel contra las altas temperaturas del lugar, entre otros factores, resulta ser la principal causa de muerte de las pocas plántulas que alcanzan a emerger (Morales-Romero et al., 2012). No obstante, nuestro conocimiento sobre la regeneración en praderas de buffel se restringe sólo a la cactácea columnar *Pachycereus pecten-aboriginum* (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008; Morales-Romero et al., 2012).

En conclusión, nuestros resultados sugieren que la conversión del matorral a pradera de buffel modifica la humedad y la temperatura del suelo y del aire. Sin embargo, las implicaciones ecológicas provocadas por estos cambios sobre el microclima son difíciles de predecir, aunque puede suponerse un efecto negativo en diversos procesos para la recuperación del matorral natural (i.e. germinación de semillas, establecimiento y supervivencia de plántulas), y por tanto, arriesgar la permanencia de las pocas especies nativas que persisten en la pradera. Asimismo, es necesario considerar que en nuestro trabajo sólo se utilizó un sitio de matorral natural con una pradera de buffel adyacente, por lo que no es posible generalizar nuestros resultados a otros sitios cuya vegetación natural fue convertida a pradera de buffel.

5.- AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Adolfo Cárdenas por permitirnos trabajar en sus propiedades y a José Martínez por su asistencia en campo y laboratorio. Este trabajo fue financiado por el CONACyT (proyecto 060552) y una beca otorgada a DMR (núm. 48525). DMR desea agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

6.- REFERENCIAS

- Balling, R.C., Klopatek, J.M., Hildebrandt, M.L., Moritz, Ch. K., Watts, C.J., 1998. Impacts of land degradation on historical temperature records from the Sonoran Desert. *Climatic Change* 40, 669-681.
- Beltrán-Przekurat, A., Pielke, R.A., Peters, D.P.C., Snyder, K.A., Rango, A., 2008. Modeling the effect of historical vegetation change on near-surface atmosphere in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 72, 1897-1910.
- Betts, R.A., 2011. Afforestation cools more or less. *Nature Geoscience* 4, 504-505.
- Betts, R.A., 2001. Biogeophysical impacts of land use on present day climate: near-surface temperature and radiative forcing. *Atmospheric Science Letters* (DOI:10.1006/asle.2001.0023.).
- Betts, R.A., 1999. Self-beneficial effects of vegetation on climate in an ocean atmosphere general circulation model. *Geophysical Research Letters* 26, 1457-1460.
- Bonan, G., 2002. *Ecological Climatology: Concepts and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bounoua, L., DeFries, R.S., Collatz, G.J., Sellers, P., Khan, H., 2002. Effects of land-cover conversion on surface climate. *Climatic Change* 52, 29-64.
- Bounoua, L., DeFries, R.S., Imhoff, M.L., Steininger, M.K., 2004. Land use and local climate: a case study near Santa Cruz, Bolivia. *Meteorology and Atmospheric Physics* 86, 73-85.
- Bremer, D.J., Auen, L.M., Ham, J.M., Owensby, C.E., 2001. Evapotranspiration in a prairie ecosystem: effects of grazing by cattle. *Agronomy Journal* 93, 338-348.

- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2006. Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. En: Oyama, K. y Castillo, A. (Eds). Manejo, Conservación y Restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica. Siglo XXI-UNAM. México, D. F. p. 85-110.
- Castellanos-Villegas, A., Bravo, L.C., Koch, G.W., Llano, J., López, D., Méndez, R., Rodríguez, J.C., Romo, R., Sisk, T.D., Yanes, G., 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. En: Molina-Freaner, F., Van-Devender, T. R., (Eds.). Diversidad Biológica de Sonora. UNAM, México.
- Conant, R.T., Paustian, K., Elliot, E.T., 2001. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications* 11, 343-355.
- Costa, M.H., Foley, J.A., 2000. Combined Effects of Deforestation and Doubled Atmospheric CO₂ Concentration on the Climate of Amazonia. *Journal of Climate* 13, 18-34.
- De la Barrera, E., Castellanos-Villegas, A., 2007. High temperature effects on gas exchange for the invasive buffelgrass (*Pennisetum ciliare* [L.] Link). *Weed Biology and Management* 7, 128-131.
- Dickinson, R.E., Kennedy, P., 1992. Impacts of regional climate of amazon deforestation. *Geophysical Research Letters* 19, 1947-1950.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowsky, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.

- Gebauer, R.L.E., Ehleringer, J.R., 2000. Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. *Ecology* 81, 1415-1424.
- Giambelluca, T.W., Nullet, M.A., Ziegler, A.D., Trand, L., 2000. Latent and sensible energy flux over deforested land surfaces in the eastern amazon and northern Thailand. *Singapore Journal of Tropical Geography* 21, 107-130.
- Godínez-Álvarez H., Valverde, T., Ortega-Baes, P., 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69, 173-203.
- Goel, N.S., Norman, J.M., 1992. Biospheric models measurements and remote sensing of vegetation. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 47, 163-188.
- Hoffman, W.A., Jackson, R.B., 2000. Vegetation-climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *Journal of Climate* 13, 1593-1602.
- Kucharik, C.J., Foley, J.A., Delire, C., Fisher, V.A., Coe, M.T., Lenters, J.D., Young-Molling, C., Ramankutty, N., Norman, J.M., Gower, S.T., 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles* 14, 795-825.
- Lambin, E.F., Geist J., Lepers, E., 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environments and Resources* 28, 205-241.
- Liechty, O.H., Holmes, M.J., Reed, D.D., Mroz, G.D., 1992. Changes in microclimates after stand conversion in two northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management* 50, 253-264.
- Maass, J.M., 2003. Principios generales sobre manejo de ecosistemas. En: Sánchez, Ó., Vega-Peña, E., Peters, E., Monroy-Vilchis, O. *Conservación de Ecosistemas Templados de Montaña en México*. INE, U. S. Fish & Wildlife Service, Ford Foundation, México, D.F.

Pp. 117-136.

Martínez-Yrizar, A., Felger, R.S., Búrquez, A., 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. In: Molina-Freaner, F.E., Van-Devender, T.R., (Eds.). *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, México. Pp. 129-156.

Molina-Freaner, F., Castillo, R., Tinoco-Ojanguren, C., Castellanos-Villegas, A., 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13, 1853-1874.

Morales-Romero, D., Molina-Freaner, F., 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 228-237.

Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alves, J., Molina-Freaner, F., 2012. Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 77, 123-129.

Pan, Z., Takle, E.S.M., Arritt, R., 1999, Simulation of potential impacts of man-made land use changes on U.S. summer climate under various synoptic regimes. *Journal of Geophysical Research* 104, 6515-6528.

Pielke, R.A., Marland, G., Betts, R.A., Chase, T.N., Eastman, J.L., Niles, J.O., Niyogi, D.S., Running, S.W., 2002. The influence of land-use change and landscape dynamics on the climate system: relevance to climate-change policy beyond the radiative effect of greenhouse gases. *Series A: Mathematical and Physical Sciences* 360, 1705-1719.

Pielke, R.A., 1998. Climate prediction as an initial value problem. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 79, 2743-2746.

- Polcher, J., 1995. Sensitivity of tropical convection to land surface processes. *Journal of the Atmospheric Science*, 52, 3144-3161.
- Ramírez, R., Foroughbackhch, R., Haud, L., Alba-Ávila, J., García-Castillo, C., Espinosa-Vásquez, E., 2001. Seasonal dynamics of dry matter, crude protein and cell wall digestion in total plant, leaves and stems of common buffelgrass (*Cenchrus ciliaris*). *Journal of Applied Animal Research* 19, 209-218.
- Salati, E., Nobre, C.A., 1991. Possible climatic impacts of tropical deforestation. *Climatic Change* 19, 177-196.
- Sanderson, M., Voight, P., Jones, R., 1999. Yield and quality of warm-season grasses in central Texas. *Journal of Range Management* 52, 45-150.
- SAS Institute, 1997. JMP statistical software package, version 3.1. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Shukla, J., Nobre, C., Sellers, P., 1990. Amazon Deforestation and Climate Change. *Science* 257, 1322-1325.
- Steenbergh, W.H., Lowe, C.H., 1977. Ecology of the saguaro. II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8, U. S. Government Printing Office. Washington D.C. USA.
- Sud, Y.C., Walker, G.K., K. J.-H., Liston, G.E., Sellers, P.J., Lau, W. K.-M., 1996. Biogeophysical consequences of a tropical deforestation scenario: a GCM simulation study. *Journal of Climate* 9, 3225-3247.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G., Booth, J.A., 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127, 95-102.

- Twine, T.E., Kucharik, J.Ch., Foley, J.A., 2004. Effects of land-cover change on the energy and water balance of the Mississippi River Basin. *Journal of Hydrometeorology* 5, 640-655.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Wolf, S., Eugster, W., Potvin, C., Buchmann, N., 2011. Strong seasonal variations in net ecosystem CO₂ exchange of a tropical pasture and afforestation in Panama. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1139-1151.
- Xue, Y., Shukla, J., 1993. The influence of land surface properties on Sahel climate. Part I: desertification. *Journal of Climate* 6, 2232-2245.

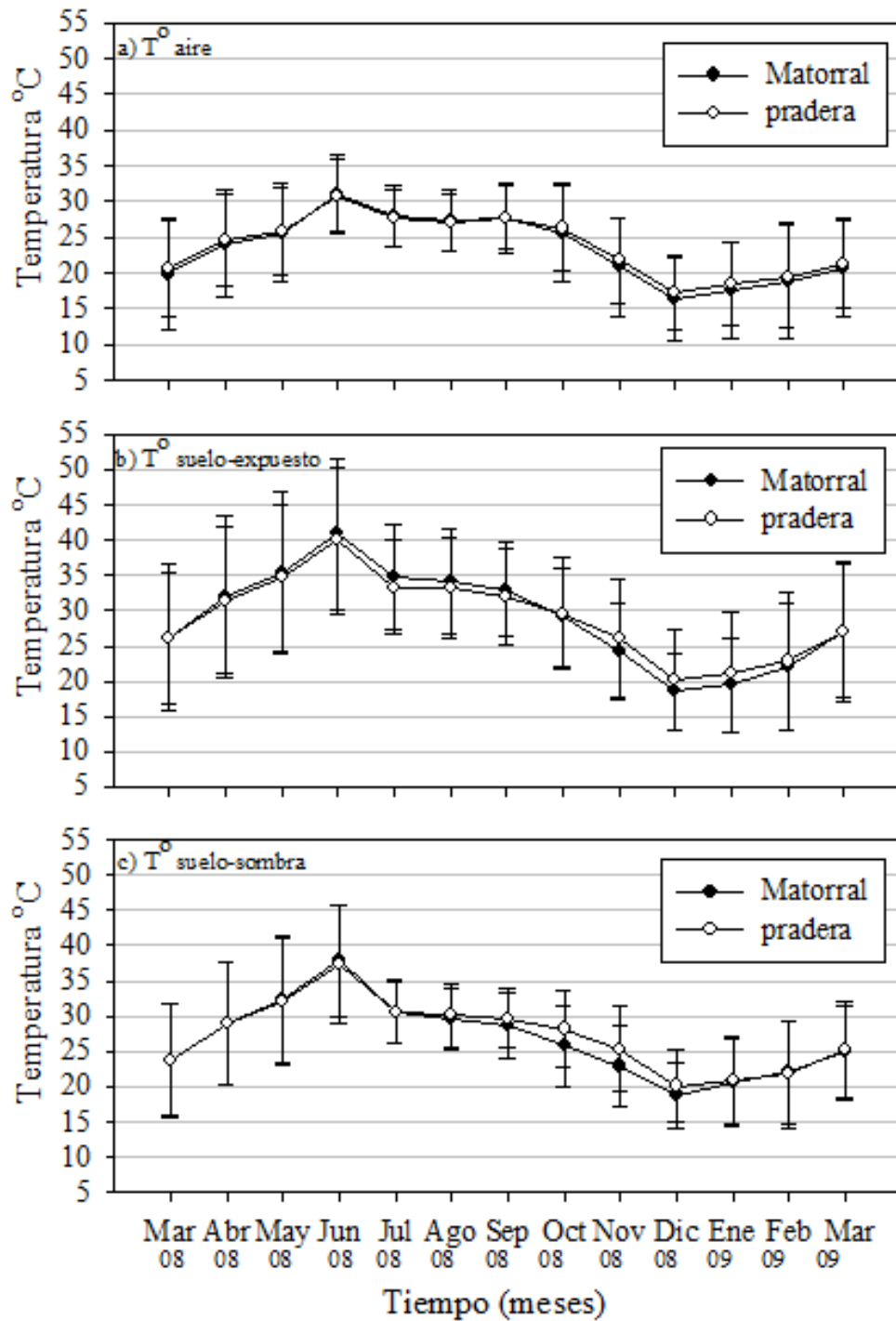


Fig. 1. Representación de las temperaturas medias mensuales registradas durante el 2008 y 2009 en un matorral natural y una pradera adyacente de zacate buffel. Se muestran las medias ± 1 desviación estándar. a) temperatura del aire, b) temperatura del suelo en los tratamientos expuestos a la radiación solar y c) temperatura del suelo en los tratamientos bajo la sombra de *C. praecox*.

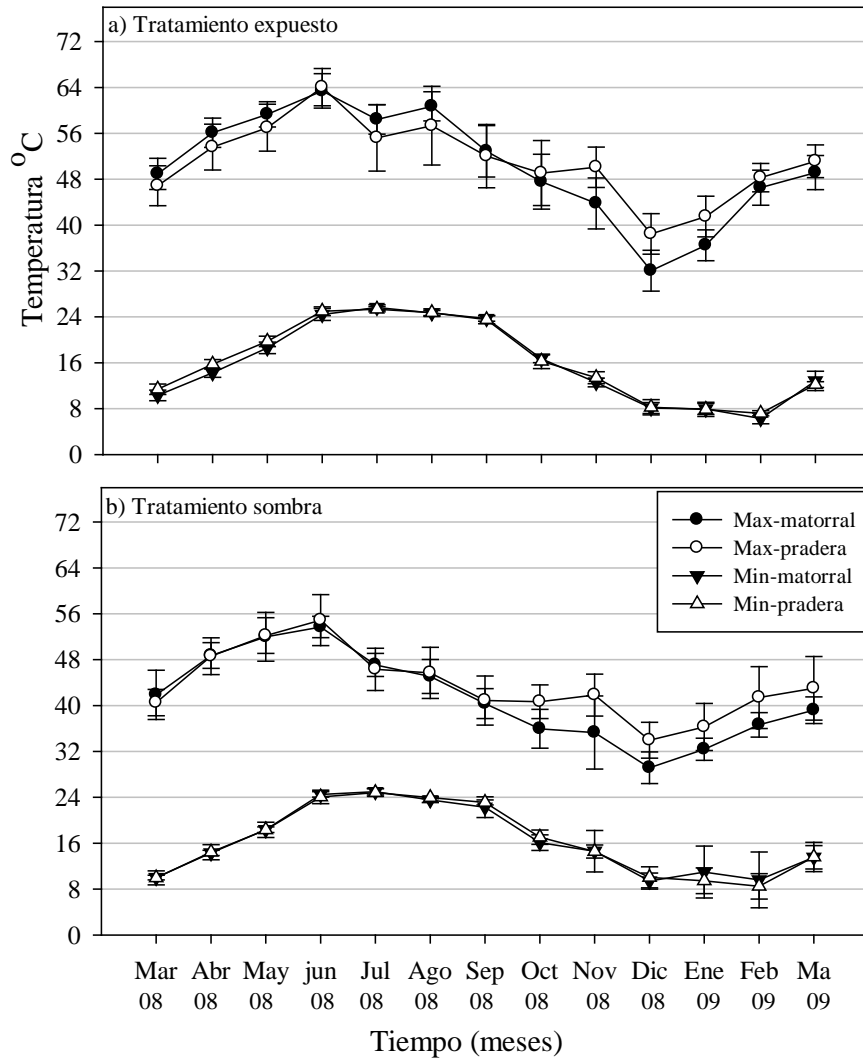


Fig. 2. Representación de las temperaturas máximas y mínimas mensuales registradas en el suelo durante 2008 y 2009 en un matorral natural y una pradera adyacente de zacate buffel. a) temperatura del suelo en tratamientos expuestos a la radiación solar y b) temperatura del suelo en tratamientos bajo la sombra de *C. praecox*.

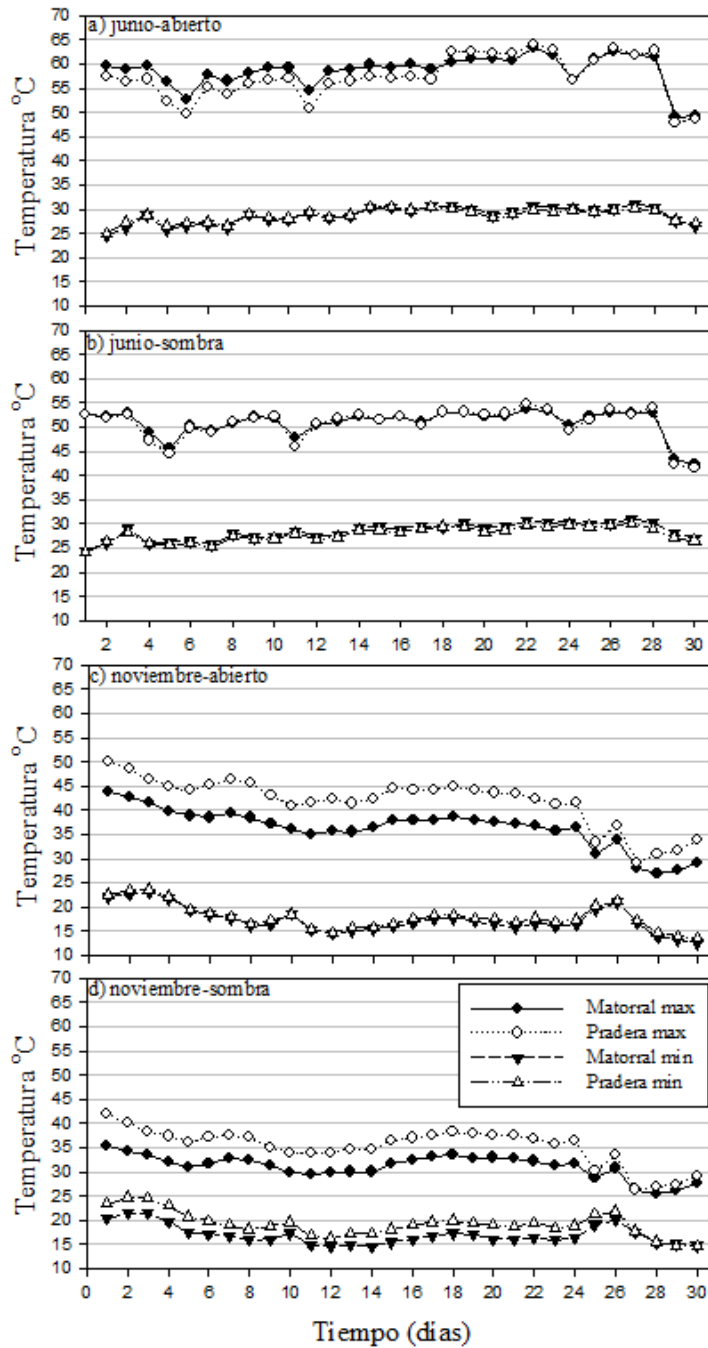


Fig. 3. Temperaturas máximas y mínimas mensuales registradas en el suelo durante los meses de junio y noviembre en un matorral natural y una pradera adyacente de zacate buffel. a) y c) temperatura del suelo en tratamientos expuestos a la radiación solar, b) y d) temperatura del suelo en tratamientos bajo la sombra de *C. praecox*.

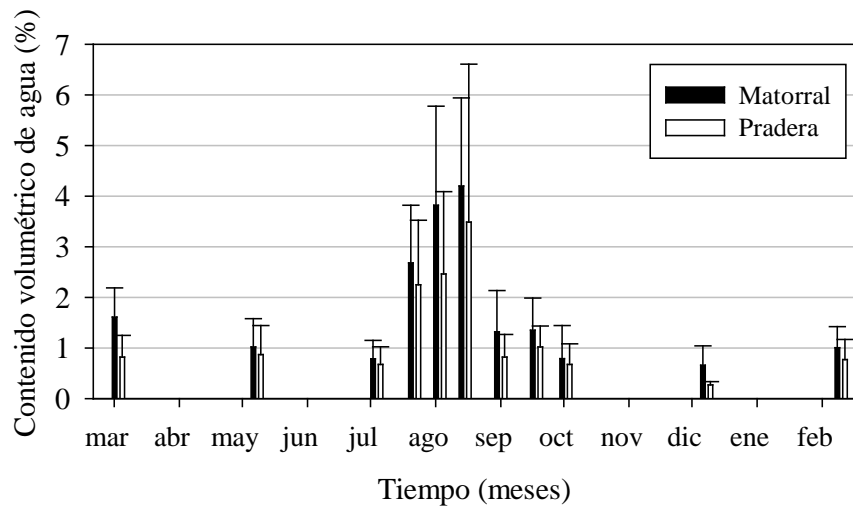


Fig. 4. Contenido volumétrico de agua del suelo registrado durante 2008 y 2009 en un matorral natural y una pradera adyacente de zacate buffel. Se muestran las medias \pm 1 desviación estándar.

8. DISCUSIÓN GENERAL

En los matorrales del estado de Sonora, son cada día más notorias las áreas convertidas a praderas de zacate buffel. A pesar de la magnitud del proceso de conversión, sus efectos en los diversos procesos ecológicos han sido poco estudiados y la información disponible es todavía escasa. Los resultados obtenidos en este estudio indican cambios importantes en diferentes procesos del ecosistema. El estudio de la biogeoquímica del suelo, muestra la existencia de importantes cambios en la concentración de nutrientes del suelo asociados a la conversión del matorral a pradera, el tiempo transcurrido desde la conversión y el tiempo entre estaciones. El estudio de la dinámica poblacional, sugiere que la conversión a pradera de buffel impide la regeneración natural de la cactácea columnar *P. pecten-aboriginum*, lo cual afecta su estructura y demografía. Los resultados obtenidos en la exploración microclimática, indican que esta conversión modifica el contenido de humedad y la temperatura del suelo y del aire. Con toda esta evidencia, nuestros resultados sugieren que la conversión de matorrales a praderas de buffel ocasiona cambios importantes en los nutrientes del suelo y en la estructura de las poblaciones y las comunidades de plantas. Con el cambio en la concentración de nutrimentos del suelo, es probable que la biogeoquímica del suelo de las praderas se vea afectada, lo cual impactará en la fertilidad del suelo. Por su parte, las plantas adultas de *P. pecten-aboriginum* que persisten en las praderas morirán a los pocos años en el interior de las praderas, y la falta de regeneración causará en poco tiempo la extinción local. Asimismo al cambio en el balance energético, la disminución de humedad y el aumento de la temperatura superficial pueden tener efectos desestabilizadores en la regeneración de especies nativas.

Bajo este escenario, es muy probable que la conversión a praderas acelere el proceso de empobrecimiento del suelo, y afecte las tasas de descomposición, la pérdida de nutrimentos, el balance de energía, la erosión, la infiltración, el escurrimiento superficial y la pérdida de vegetación nativa. Sin embargo, es posible que la escala de tiempo de nuestro trabajo sea insuficiente para documentar adecuadamente los efectos de la conversión a praderas. Igualmente, existe la posibilidad de que dichos efectos sean negativos, positivos o neutrales. En virtud de lo anterior, este trabajo integra una combinación de procesos ecológicos, con los cuales se muestra la influencia de la conversión de los matorrales a praderas de zacate buffel.

8.1 Dinámica de nutrientes del suelo

En general, el suelo de los matorrales desérticos se considera bajo en nutrientes debido a la escasa cubierta vegetal y su limitada productividad. No obstante, los procesos naturales que ocurren en el nivel microbiológico, contribuyen de forma considerable a la estabilidad del suelo (Arriaga, 2009). Los valores del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) del suelo encontrados en el matorral fueron similares a los obtenidos en otros estudios de matorrales desérticos (Schlesinger *et al.*, 1996; Carreira *et al.*, 1997; Augustine *et al.*, 2003; Perrioni *et al.*, 2010). Asimismo, en nuestra área de estudio al igual que en el resto de los ecosistemas desérticos del mundo, los eventos episódicos de humedad desempeñan un papel importante en la dinámica del suelo. Sin embargo, la concentración de nutrientes en estos ambientes dependerá en gran medida de la heterogeneidad espacial y temporal de la cubierta vegetal, los microorganismos del suelo y la cantidad de materia orgánica presente (Austin *et al.*, 2004).

Los resultados obtenidos muestran la existencia de importantes cambios en la concentración de nutrientes del suelo asociados a (1) la conversión del matorral a pradera, (2) al tiempo de la conversión y (3) a la variación estacional.

La mayoría de los estudios disponibles sobre la conversión apuntan hacia una disminución en el carbono orgánico del suelo (SOC). En nuestro caso, no se detectaron cambios significativos como resultado de esta actividad, lo cual podría tener relación con diversos factores como la productividad en la pradera, el tipo de manejo y la fijación de C por parte del zacate buffel. Es posible que todos los procesos anteriores se encuentren involucrados; sin embargo, solo la fijación de C por parte del buffel podría ejercer un papel fundamental. Al respecto, la escasa evidencia disponible indica un aporte de C al suelo de poco más de 90% proveniente de la descomposición de la biomasa del buffel (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). No obstante lo anterior, una exploración con mayor detalle permitirá conocer los mecanismos que pudieran estar manteniendo el SOC en las praderas de zacate buffel. Por otra parte, el carbono de la biomasa microbiana del suelo (SMBC) fue afectado por la conversión del matorral a pradera ya que se registró mayor concentración en los sitios convertidos durante la estación húmeda. Al respecto, se ha documentado que los procesos microbiológicos del suelo cambian rápidamente cuando se pasa de una comunidad natural a una comunidad convertida, ya que se rompe el equilibrio existente y como resultado promueve un aumento en la actividad microbiana y en la tasa de mineralización (Havstad *et al.*, 2006). Estos cambios ocurren de forma rápida en un principio y luego disminuyen en el tiempo, llegando finalmente a un nuevo equilibrio el cual dependerá del tipo de manejo establecido. Los resultados obtenidos son congruentes con los obtenidos por García-Oliva *et al.* (2006), quienes encontraron mayores niveles de biomasa microbiana en los suelos

convertidos con respecto al suelo con vegetación natural. Estos cambios asociados a la conversión, ya han sido reportados para otros ecosistemas secos (Maass *et al.*, 2002).

Las reducciones temporales de N y P del suelo detectadas en el análisis del tiempo de conversión podrían ser resultado del cambio que existe entre el balance de entradas y salidas de ambos nutrientes al haber eliminado parte de la vegetación natural durante el desmonte. Sin embargo, es posible que otros factores como los requerimientos nutricionales del buffel contribuyan a la pérdida de nutrientes del suelo. La evidencia disponible indica que el buffel es una especie con gran demanda de N y P (McIvor, 2003). Estas características hacen que el zacate buffel tenga una gran producción de biomasa, con lo cual podría estar extrayendo cantidades significativas de N y P del suelo. En el caso del N, al haber una cantidad limitada de especies de plantas fijadoras de este nutriente en la pradera, su concentración disminuye. En el caso del P, se tiene conocimiento de que plantas nativas poseen raíces profundas (Canadell *et al.*, 1996), lo cual favorece la absorción de P en los perfiles más profundos del suelo y luego la reposición superficial de P debido a la descomposición del material orgánico. La falta de una biomasa radicular profunda en las praderas de buffel podría estar contribuyendo a la falta de P de forma superficial.

Los resultados sobre la variación estacional indican una fuerte relación entre la precipitación y la concentración de N del suelo. Esto podría deberse a las distintas formas de pérdida de N que ocurren durante la estación húmeda: pérdidas gaseosas a través de las transformaciones del N, el escurrimiento y la infiltración profunda en el perfil del suelo (Austin *et al.*, 2004). Sin embargo, debido a la naturaleza episódica de la disponibilidad de agua en la región, la tasa de mineralización podría estar contribuyendo de manera más amplia a la disminución de este nutriente en el suelo. En diferentes estudios se reporta que

en los ecosistemas desérticos, la tasa de mineralización tiene una variación marcadamente estacional con la tasa más alta en la época lluviosa, permitiendo un incremento en la actividad microbiana (Maass *et al.*, 2002). Este aumento en la tasa de mineralización en presencia de humedad, es el resultado de un período prolongado sin lluvias y la disminución en la demanda de nutrientes microbianos por la falta de humedad en el suelo (Campo *et al.*, 1998; Austin *et al.*, 2004). Asimismo, nuestros resultados también detectaron que los valores de la respiración basal del suelo (BSR) fueron mayores durante la estación seca que durante la estación húmeda, lo cual indica una mayor actividad microbiana cuando hay disponibilidad de humedad. No obstante lo anterior, los resultados obtenidos sugieren una rápida descomposición de la materia orgánica y la actividad microbiana promueve la liberación rápida de nutrientes en la solución del suelo.

En conclusión, los resultados sugieren que en el suelo de las praderas ocurren cambios importantes en los nutrientes asociados a la conversión del matorral a pradera, al tiempo de la conversión y a la variación estacional. Los resultados obtenidos podrían estar relacionados con el tipo de manejo existente en las praderas, en conjunto con la permanencia del material remanente del matorral original y el material vegetal aportado por el buffel. Así también, los pulsos de humedad durante el verano parecen estar desempeñando un papel importante en la concentración de los nutrientes del suelo. De igual forma, los resultados obtenidos sugieren que los requerimientos nutricionales de esta gramínea y su sistema radicular podrían influir sobre la concentración de ambos nutrientes.

8.2 Dinámica poblacional

Nuestros resultados sugieren que la conversión del matorral a pradera de buffel afecta considerablemente la regeneración de una especie de cactácea columnar que persiste en las

praderas: *P. pecten-aboriginum*. En ningún momento se detectó evidencia de regeneración natural en la pradera. Igualmente, nuestro experimento control de supervivencia de plántulas en pradera tampoco mostró resultados positivos ya que las plántulas tuvieron altos niveles de mortalidad por desecación y pisoteo del ganado. Asimismo, las simulaciones numéricas para explorar la persistencia de *P. pecten-aboriginum* en las praderas, sugieren una disminución poblacional cuando se afecta la probabilidad de supervivencia de las plantas adultas.

Por lo general, los árboles y arbustos de los ambientes desérticos adquieren la función de plantas nodriza, ya que amortiguan la radiación solar e incrementan la humedad del suelo. Esto permite la germinación y supervivencia de plántulas (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1969; 1977; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que la eliminación de las plantas nodriza y la introducción del zacate buffel en las praderas, son los factores principales que influyen negativamente en la supervivencia de nuevas plántulas de la cactácea columnar *P. pecten-aboriginum*. Con la eliminación de las plantas nodriza en la pradera, se destruye el microambiente favorable para el establecimiento de nuevas plántulas, mientras que con el pastoreo, se incrementa la mortalidad de plántulas de esta cactácea por el pisoteo del ganado. Así, los resultados obtenidos sugieren que la población que persiste en la pradera es incapaz de tener auto-reemplazo, por lo cual sería conducida a la extinción local.

El estudio de la dinámica poblacional indica que la población de esta cactácea columnar en el matorral presenta una $\lambda \geq 1$ en ambos periodos de tiempo, y que la supervivencia de las plantas adultas es el proceso con la mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional. Estos resultados coinciden con los reportados por otros autores para plantas

longevas, donde la supervivencia de plantas adultas se considera la etapa del ciclo de vida con la mayor contribución a la tasa de crecimiento (Enright y Odgen, 1979; Oyama, 1993; Silvertown *et al.*, 1993; Alvarez-Buylla *et al.*, 1996). Desafortunadamente, para la población de la pradera no fue posible construir un modelo matricial debido a la dificultad de sintetizar los procesos demográficos que experimenta la población por el escaso número de individuos presentes. Los resultados obtenidos en este caso fueron matrices inconexas para ambos periodos de estudio. Sin embargo, no es difícil suponer que con la falta de regeneración, la población de *P. pecten-aboriginum* en la pradera, decaiga tan pronto los individuos adultos empiecen a morir. Los resultados obtenidos en las simulaciones numéricas apoyan la idea anterior, ya que la disminución de la supervivencia de las plantas adultas cambió los valores de la tasa de crecimiento poblacional de 1.0 a 0.89. Por consiguiente, la eliminación de las plantas adultas afecta notablemente las poblaciones de *P. pecten-aboriginum* en las praderas de zacate buffel. Esta simulación representa un escenario donde la nula supervivencia de plántulas, junto con la pérdida gradual de las plantas adultas afecta considerablemente la dinámica poblacional de la población de *P. pecten-aboriginum* que se encuentran en pradera.

En conclusión, nuestros resultados indican que la conversión del matorral a pradera de buffel afecta la regeneración de *P. pecten-aboriginum*. Factores como la alta incidencia de radiación y el pastoreo, impiden la regeneración de esta cactácea columnar en las praderas de buffel. Estos cambios junto con la eliminación de plantas durante el desmonte, modifican la estructura poblacional lo cual influye negativamente en la tasa de crecimiento poblacional (λ). De esta manera, los resultados obtenidos sugieren que esta especie se dirige hacia la extinción local en las praderas de zacate buffel. Al respecto, nuestras

observaciones en campo indican una baja densidad de individuos de *P. pecten-aboriginum* o su desaparición en las praderas más antiguas de buffel (> 35 años). Sin embargo, la pérdida de estas cactáceas en las praderas de buffel podría depender también del tipo de manejo existente en las praderas.

8.3 Modificaciones en el microclima

Durante la conversión a praderas de buffel, uno de los primeros cambios es la modificación del paisaje, cuando se elimina la mayor parte de la vegetación natural. Con esta pérdida de vegetación, surgen modificaciones inmediatas en el microclima, las cuales se reflejan en la temperatura del suelo y del aire, y el contenido de humedad del lugar (Bonan, 2002). Los resultados obtenidos de nuestro estudio, indican diferencias microclimáticas de manera estacional tanto en el contenido de humedad, como en la temperatura del suelo y del aire. Nuestros resultados sugieren que los cambios en el microclima de las praderas ocurren especialmente al término de la estación lluviosa, y se prolongan a los meses más fríos del año.

En los ecosistemas desérticos, la estructura del dosel desempeña un papel fundamental para el mantenimiento y la regulación del clima (Bounoua *et al.*, 2002; 2004). Sin embargo, la pérdida del dosel ocasiona cambios en el balance energético como consecuencia del cambio en el amortiguamiento de la radiación solar. De esta forma, el aumento de temperatura del suelo y del aire en la pradera de buffel podría deberse a la nueva estructura vegetal debido a los cambios en el balance de energía (cambios en el flujo de calor sensible CS y calor latente CL). Por otra parte, la disponibilidad de humedad en los ecosistemas secos, es uno de los factores determinantes en los patrones de cualquier actividad biológica (Gebauer y Ehleringer, 2000). Al respecto, se ha documentado que la disponibilidad de humedad

favorece los cambios morfológicos y fisiológicos en la vegetación, lo cual modifica el flujo de calor en su alrededor (Bounoua *et al.*, 2002; 2004). Para nuestro caso, existe evidencia de que las praderas de buffel no están activas vegetativamente la mayor parte del año (meses secos) (Castellanos-Villegas *et al.*, 2010). Sin embargo, se ha demostrado que la actividad biológica de esta gramínea aumenta durante el verano cuando se presenta la mayor parte de la precipitación (De la Barrera y Castellanos-Villegas, 2007). En nuestro caso, con el inicio de la temporada de lluvias, la actividad biológica del buffel podría estar contribuyendo ampliamente al aumento de la temperatura superficial. Desafortunadamente, desconocemos el mecanismo responsable de este aumento, por lo cual se sugiere que los estudios futuros deben explorar a detalle las características fisiológicas de esta gramínea exótica cuando es establecida.

La humedad del suelo mostró menor porcentaje volumétrico de agua en la pradera en contraste con el matorral. Esta diferencia de humedad en la pradera puede relacionarse con diversos factores como la pérdida de interceptación de agua de lluvia por cambios en la estructura del dosel, disminución en los almacenes de agua del suelo, aumento del escurrimiento superficial, pérdidas de humedad por evaporación y disminuciones en la infiltración (Bounoua *et al.*, 2004; Betts, 2011). Igualmente, en los suelos convertidos a praderas, se documenta que la disminución de humedad puede asociarse también con el pastoreo, el cual además de compactar el suelo, conduce a una baja infiltración y aumentos en la escorrentía (Balling *et al.*, 1998; Bremer *et al.*, 2001). Sin embargo, es posible que otros factores asociados al zacate buffel como la eficiencia en el uso del agua y/o el uso estacional de la precipitación, desempeñen un papel importante en el balance hídrico dentro de las praderas. Se ha documentado que el zacate buffel, posee características fisiológicas

que dan lugar a ventajas competitivas sobre la vegetación nativa (De la Barrera y Castellanos-Villegas, 2007). No obstante, la capacidad en el uso del agua por el buffel, es uno de los aspectos menos estudiados de la conversión de matorrales a praderas, a pesar de ser un factor importante que mantiene la funcionalidad dentro de las praderas.

Los resultados obtenidos, sugieren que la conversión del matorral a pradera de buffel afecta las condiciones del microclima original, lo cual pudiera tener una influencia negativa en los procesos naturales de regeneración dentro de las praderas. Se ha documentado que en ambientes secos, las altas temperaturas y la baja disponibilidad de humedad afectan el establecimiento y la supervivencia de plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Holl, 1999). Para nuestro sistema de estudio, la evidencia disponible indica que la alta incidencia de radiación solar y el pastoreo afecta la supervivencia de las plántulas que alcanzan a emerger dentro de las praderas (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008). Desafortunadamente, es muy poca la información existente sobre la regeneración de especies nativas en las praderas activas de buffel.

9. PERSPECTIVA GENERAL

El estudio de la conversión de matorrales a praderas de buffel en los procesos ecológicos es un tema que tiene todavía muchos aspectos por analizar. El conocimiento de dichos procesos favorecería sin duda, la recuperación y restauración de las praderas degradadas. Trabajos sobre el efecto de la conversión a praderas, resultan de gran importancia para el diseño de programas de manejo y conservación de las comunidades naturales.

Los resultados presentados en este estudio documentan el efecto de la conversión en procesos biogeoquímicos, demográficos y microclimáticos, los cuales son prácticamente desconocidos en las praderas de buffel. Durante las últimas décadas, con la necesidad de incrementar la productividad en los matorrales naturales de Sonora, el establecimiento de praderas de buffel ha aumentado considerablemente, y actualmente involucra una gran cantidad de hectáreas en el estado. A pesar de la gran superficie ocupada por el zacate buffel, en muchos casos su establecimiento no tiene éxito debido a una mala elección de sitios ecológicamente inadecuados, lo cual en poco tiempo conduce a la degradación del lugar. Desafortunadamente, en la actualidad existe un número desconocido de hectáreas de praderas degradadas que contribuyen a la desertificación en la región. Este trabajo no evalúa completamente todo el impacto ecológico provocado por el establecimiento de praderas de buffel. Por ejemplo, los efectos a nivel poblacional que ocurren en la pradera, pueden trasladarse en efectos a nivel de comunidad en el corto plazo, lo cual sería precisamente un aspecto siguiente a evaluar. No obstante, nuestro trabajo aporta evidencia importante sobre las consecuencias de la conversión de los matorrales a praderas. Es probable que con el tiempo, los efectos de la conversión detectados aumenten en magnitud. De ahí, que resulte crucial entender el impacto ecológico del establecimiento de praderas de

buffel a tiempo, con el fin de tomar medidas oportunas que minimicen sus consecuencias ecológicas.



10. Bibliografía

- Alvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C., Martínez-Ramos, M., 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 387-421.
- Arriaga, L., 2009. Implicaciones del cambio de uso de suelo en la biodiversidad de los matorrales xerófilos: un enfoque multiescalar. *Investigación Ambiental* 1, 6-16.
- Asner, G., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E., Harris, A. T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of the Environment and Resources* 29, 261-299.
- Augustine, D. J., McNaughton, S. J., Frank, D. A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications* 13, 1325-1337.
- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., Schaeffer, S. M., 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141, 221-235.
- Ayensa, H. R., 1981. El buffelgrass: Utilidad y manejo de una promisorio gramínea. Ed. Hemisferio Sur, S. A. Buenos Aires, Argentina.
- Balling, J. R., Klopatek, J. M., Hildebrandt, M. L., Moritz, Ch. K., Watts, Ch. J., 1998. Impacts of land degradation on historical temperature records from the Sonoran Desert. *Climatic Change* 40, 669-681.
- Betts, R. A., 2011. Afforestation cools more or less. *Nature Geoscience* 4, 504-505.
- Bonan, G., 2002. *Ecological Climatology. Concepts and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Bounoua, L., DeFries, R. S., Collatz, G. J., Sellers, P., Khan, H., 2002. Effects of land-cover conversion on surface climate. *Climatic Change* 52, 29-64.
- Bounoua, L., DeFries, R. S., Imhoff, M. L., Steininger, M. K., 2004. Land use and local climate: a case study near Santa Cruz, Bolivia. *Meteorology and Atmospheric Physics* 86, 73-85.
- Bravo-Hollis, H., 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- Bremer, D.J., Auen, L.M., Ham, J.M., Owensby, C.E., 2001. Evapotranspiration in a prairie ecosystem: effects of grazing by cattle. *Agronomy Journal* 93, 338-348.
- Bruce, J. P., Frome, M., Haites, E., Janzen, H., Lal, R., Paustian, K., 1999. Carbon sequestration in soils. *Journal of Soils and Water Conservation* 54, 382-389.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Miller, M., Rojas, K., Quintana, M. A., Yetman, D. 1998. Mexican grasslands and the changing aridlands of Mexico: An overview and a case study in Northwestern Mexico. *In*: Tellman, B., Hamr, R., Finch, D. (eds). *The future of arid grasslands: identifying issues, seeking solutions*. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment, USA.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., 2006. Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. En: Oyama, K. y Castillo, A. (Eds). *Manejo, Conservación y Restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI-UNAM. México, D. F. p. 85-110.
- Campo, J., Jaramillo, V. J., Maass, J. M., 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115, 167-172.

- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108, 585-595.
- Carreira, J. A., Lajtha, K., Niell, F. X., 1997. Phosphorous transformations along a soil/vegetation series of fire/prone, dolomitic, semi-arid shrublands of southern Spain. *Biogeochemistry* 39, 87-120.
- Castellanos, J., Jaramillo, V. J., Sanford, R. L. Jr., Kauffman, J. B., 2001. Slash and burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management* 148, 41-50.
- Castellanos-Villegas, A., Yanes, G., Valdez-Zamudio, D., 2002. Drought-tolerant exotic buffel-grass and Desertification, *In: Tellman, B., (eds.). Weeds Across Borders. Proceedings of the North American Conference. The Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Az USA.*
- Castellanos-Villegas, A., Bravo, L. C., Koch, G. W., Llano, J., López, D., Méndez, R., Rodríguez, J. C., Romo, R., Sisk, T. D., Yanes, G., 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. *En: Molina-Freaner, F. E., Van-Devender, T. (eds.). Diversidad Biológica de Sonora. UNAM, México.*
- Caswell, H., 2001. *Matrix Populations Models. Construction, Analysis and Interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, Massachusetts, USA.*
- Chan, K. Y., Roberts, P., Heenan, D. P., 1992. Organic carbon and associated soil properties of a red earth after 10 years of rotation under different stubble and tillage practices. *Australian Journal of Soil Research* 30, 71-83.
- Conant, R. T., Paustian, K., Elliot, E. T., 2001. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications* 11, 343-355.

- Costa, M. H., Foley, J. A., 2000. Combined Effects of Deforestation and Doubled Atmospheric CO₂ Concentration on the Climate of Amazonia. *Journal of Climate* 13, 18-34.
- Cox, J. R., Martin, M. H., Ibarra, F. A., Fourie, J. H., Rethman, N. F. G., Wilcox, D. G., 1988. The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. *Journal of Range Management* 41, 127-139.
- Davidson, E. A., Ackerman, I. L., 1993. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry* 20, 161-193.
- De la Barrera, E., Castellanos-Villegas, A., 2007. High temperature effects on gas exchange for the invasive buffelgrass (*Pennisetum ciliare* [L.] Link). *Weed Biology and Management* 7, 128-131.
- DeLuca, T. H., Keeney, D. R., 1993. Soluble organics and extractable nitrogen in paired prairie and cultivated soils of central Iowa. *Soil Science* 155, 219-228.
- Enright, N. J., Ogden, J., 1979. Application of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in New Guinea, and Nothofagus in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* 4, 3-23.
- Fairfax, R. J., Fensham, R. J., 2000. The effect of exotic pasture development on floristic diversity in central Queensland, Australia. *Biological Conservation* 94, 11-21.
- Fearnside, P. M., Barbosa, R. I., 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108, 147-166.
- Franklin, K. A., Molina-Freaner, F., 2010. Consequences of buffelgrass pasture development for productivity and species richness of plants in the drylands of Sonora, Mexico. *Conservation Biology* 24, 1664-1673.

- Franklin K. A., K. Lyons, P. L. Nagler, D. Lampkin, E. P. Glenn, F. Molina-Freaner, T. Markow and A. R. Huete. 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* 127: 62-71.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowsky, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., Snyder, P. K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.
- Gama, L. S., 1994. Análisis morfológico y cariológico de *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb. Y *Pachycereus aff. Weberi* (J. Coulter) Backeb. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México D. F.
- García-Oliva, F., Casar, I., Morales, P., Maass, J. M., 1994. Forest to pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* 99, 392-396.
- García-Oliva, F., Maass, J. M., 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62, 39-48.
- García-Oliva, F., Gallardo, J. F., Montaña, N. M., Islas, P., 2006. Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-pasture conversion in western Mexico. *Agroforestry Systems* 66, 93-100.
- Gebauer, R. L. E., Ehleringer, J. R., 2000. Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. *Ecology* 81, 1415-1424.

- Giambelluca, T. W., Nullet, M. A., Ziegler, A. D., Trand, L., 2000. Latent and sensible energy flux over deforested land surfaces in the eastern amazon and northern Thailand. Singapore Journal of Tropical Geography 21, 107-130.
- Goel, N. S., Norman, J. M., 1992. Biospheric models measurements and remote sensing of vegetation. Journal of Photogrammetry and Remote Sensing 47, 163-188.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baes, P., 2003. Demographic trends in the Cactaceae. Botanical Review 69, 173-203.
- Goldewijk, K., Battjes, C. G. M., Battjes, J. J., 1997. A hundred year (1890-1990) database for integrated environmental assessment (HYDE, version 1.1). National Institute of Public Health and the Environment (RIVM), Bilthoven, The Netherlands.
- Groom, M. J., 2001. Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). Biological Conservation 100, 55-63.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. Journal of Vegetation Science 3, 655-664.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., Castillo, S., 1994. Vegetación y flora de potreros en la Sierra de los Tuxtlas, México. Acta Botánica Mexicana 28, 1-27.
- Guevara, S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G., 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. Interciencia 30, 595-601.
- Havstad, K. M., Huenneke, L. F., Schlesinger, W. H., 2006. Structure and Function of a Chihuahuan Desert Ecosystem: The Jornada Basin long-term Ecological Research Site. Oxford University Press, New York, USA.

- Holl, K. D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31, 229-242.
- Holt, E.C. 1985. Buffelgrass-A brief history. In: E. C. A. Runge and J. L. Schuster (ed.) *Buffelgrass: Adaptation, management and forage symposium*. Texas Agr. Exp. Sta. MP-1575. College Station, USA.
- Ibarra-Flores, F., Cox, J. R., Martin, M., Crowl, T. A., Call, C. A., 1995. Predicting buffelgrass survival across a geographical and environmental gradient. *Journal of Range Management* 48, 53-59.
- Ibarra-Flores, F., Martín, M., Silva, M. F. 1987. ¿ Que es un sistema de pastoreo ?. *Boletín Rancho*. Vol. 5 No. 33. PATROCIPES-SARH, Gobierno del Estado de Sonora, U. G. R. S.
- INEGI, 1988. Atlas Nacional del Medio Físico. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Porción Norte de Sonora. Mexico.
- Jackson, J., 2005. Is there a relationship between herbaceous species richness and buffelgrass? *Austral Ecology* 30, 505-517.
- Jaramillo, V., Kauffmann, J. B., Renteria-Rodríguez, L., Cummings, D. L., Elingson, L. J., 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6, 609-629.
- Maass, J. M., 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *In*: Bullock, S. H., Mooney, H. A., Medina, E. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Maass, J. M., Jaramillo, V., Martinez-Yrizar, A., Garcia-Oliva, F., Perez-Jimenez, A., Sarukhan, J., 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. *En*: Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., Garcia-Aldrete, A. N., Quesada-

Avendaño, M., (eds). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología UNAM, México D. F.

Masera, R. M., Ordoñez, M. J., Dirzo, R. 1997. Carbon emissions from mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35, 265-295.

Martin, M., Cox, J. R., Ibarra-Flores, F., 1995. Climatic effects on buffelgrass productivity in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management* 48, 60-63.

Martínez-Yrizar, A., Felger, R. S., Búrquez, A., 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. In: Molina-Freaner, F. E., Van-Devender, T. R., (Eds.). *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, México. Pp. 129-156.

Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., Swift, M. J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504-509.

McIvor, J. G., 2003. Competition affect survival and growth of buffelgrass seedlings – Is buffel grass a colonizer or an invader? *Tropical Grasslands* 37, 176-181.

Miller, P. M., 1999. Coppice shoot and foliar crown growth after disturbance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 116, 163-173.

Miller, P. M., Kauffman, J. B., 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 103, 191-201.

Molina-Freaner, F., Castillo, R., Tinoco-Ojanguren, C., Castellanos-Villegas, A., 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13, 1853-1874.

- Morales-Romero, D., Molina-Freaner, F., 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 228-237.
- Oyama, K., 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. *Environment Update* 1, 17-32.
- Paredes, R., Van Devender, T. R., Felger, R. S., 2000. *Cactáceas de Sonora, México: Su Diversidad, Uso y Conservación*. IMADES-ASDM Press. México.
- Patronato del Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora A. C. (PATROCIPES). 1995. *Guía Práctica para el Establecimiento, Manejo y Utilización del Zacate Buffel*. PATROCIPES, Hermosillo, Sonora, México.
- Post, W. M., Kwon, K. C., 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change biology* 6, 317-328.
- Quesada, M., Stoner, K. E., Rosas-Guerrero, V., Palacios-Guevara, C., Lobo, J. A., 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: *Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135, 400-406
- Sánchez-Colón, S., Flores-Martínez, A., Cruz-Leyva, I. A., Velázquez, A., 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en *Capital Natural de México*, vol. II: Estado de Conservación y Tendencias de Cambio. CONABIO, México, D.F.
- Saucedo-Monarque, E., García-Moya, E., Castellanos-Villegas, A. E., Flores, J. L., 1997. La riqueza, una variable de respuesta de la vegetación a la introducción del zacate buffel. *Agrociencia* 31, 83-90.

- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M., Bishop, J. G., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75, 584-606.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A., Whitford, W. G., 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247, 1043-1048.
- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E., Cross, A. F., 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77, 364-374.
- Shukla, J., Nobre, C., Sellers, P., 1990. Amazon Deforestation and Climate Change. *Science* 257, 1322-1325.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81, 465-476.
- Singh, R. S., Raghubanshi, A. S., Singh, J. S., 1991. Nitrogen-mineralization in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Soil Biological Biochemistry* 23, 269-273.
- Srivastava, S. C., Singh, J. S., 1991. Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: effects of alternate land-use and nutrient flux. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 117-124.
- Steenbergh, W. H., Lowe, C. H., 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50, 825-834.
- Steenbergh, W. H., Lowe, C.H., 1977. Ecology of the saguaro. II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8, U. S. Government Printing Office. Washington D.C. USA.

- Trejo, I., Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94, 133-142.
- Turner, R. M., Brown, D. E., 1994. Sonoran Desertscrub. *In*: Brown, D. E., (ed.). Biotic communities southwestern United States and northwestern Mexico. University of Utah press, Salt Lake City, Utah. USA.
- Turner, R. M., Bowers, J. E., Burgess, T. L., 1995. Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas. The University of Arizona Press. Tucson Az. USA.
- Twine, T. E., Kucharik, J.Ch., Foley, J.A., 2004. Effects of land-cover change on the energy and water balance of the Mississippi River Basin. *Journal of Hydrometeorology* 5, 640-655.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Arizmendi, M. C., Casas, A., 2004. Geographic differentiation in the pollination system of *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91, 850-855.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 2, 1-16.
- Wolf, S., Eugster, W., Potvin, C., Buchmann, N., 2011. Strong seasonal variations in net ecosystem CO₂ exchange of a tropical pasture and afforestation in Panama. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1139-1151.