INFLUENCIA DE LOS MEZQUITES EN LA COMPOSICIÓN Y COBERTURA DE LA VEGETACIÓN HERBÁCEA DE UN AGOSTADERO SEMIÁRIDO DEL NORTE DE GUANAJUATO

JUAN ANTONIO CRUZ RODRÍGUEZ¹, EDMUNDO GARCÍA MOYA¹, JUAN TENORIO FRÍAS
HERNÁNDEZ², GENARO MONTESINOS SILVA² Y JOSÉ LUIS FLORES FLORES¹

¹Programa de Botánica Colegio de Postgraduados. Montecillo 56230, Texcoco, Estado de México.

²ICA, Universidad de Guanajuato.

Resumen: Los mezquites reducen de manera significativa la cobertura y la productividad de la vegetación herbácea de los agostaderos, aunque existen evidencias en sentido opuesto que nos indican que la interacción no ha sido totalmente comprendida. Se evaluó el efecto de los mezquites en las características de la vegetación herbácea a lo largo de un gradiente que va de las áreas abiertas a zonas con una densidad elevada de mezquites. Se encontró que mezquites arbóreos aislados a pesar de que disminuyen hasta en 50 % la densidad de flujo de fotones fotosintéticos no generan condiciones que puedan ser limitativas para las especies con metabolismo fotosintético C_4 , mientras que los mezquites arbustivos que forman conglomerados provocan reducciones de hasta el 75%, que sí pueden ser limitativos. Tales condiciones generan tres agrupamientos: el primero compuesto por zacates cortos y cespitosos que se desarrolla en las áreas abiertas; el segundo, que presenta el mejor desarrollo vegetal, varía ampliamente en composición y se encuentra bajo el dosel de árboles aislados; está dominado por zacates amacollados, cactáceas y arbustos; y el tercero que se desarrolla bajo el dosel de conglomerados de arbustos, con dosel cerrado, sin zacates y con predominio de una sola especie arbustiva.

Palabras clave: Mezquites, agostaderos, efecto del dosel, facilitación, interferencia.

Abstract: It has been said for a long time that mesquite reduces significantly cover and productivity of herbaceous vegetation in the rangelands. Likewise there are evidences showing the opposite. This controversy make us think that this interaction is not fully understood. This work evaluated the effect of mesquite on the herbaceous vegetation along a gradient which range from open to a heavy dense stands. It was found that isolated arboreal mesquites reduced up to 50% the photosynthetic photon flux density which are not limiting for C_4 species, whereas clustered shrubby mesquites reduces 75 % which can limit the growth of these species. Such conditions creates three plant groupings: the first made up of short and caespitose grasses which grow in the open. The second with a better and more diverse group growing under the tree canopy, dominated by bunchgrasses, cacti and shrubs. The third under the close canopy of the clustered shrubby mesquites with shrub dominance.

Key words: Mesquite, rangelands, canopy effect, facilitation, interference.

Las especies del género *Prosopis* (Burkart), conocidas comúnmente como "mezquites", constituyen uno de los grupos arbustivos y arbóreos más importantes de las regiones secas y semisecas de Norteamérica (Rzedowski, 1988). Sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas les permiten establecerse en condiciones limitativas de humedad, salinidad y fertilidad del suelo (Simpson y Solbrig, 1977; Rzedowski, 1988; Felker *et al.*, 1981), razón por la cual jue-

gan un papel determinante en la dinámica de dichos ecosistemas (Mares *et al.*, 1977; Archer *et al.*, 1988).

Los mezquites poseen una gran capacidad de dispersión, ya que los animales que consumen sus vainas, entre los que se encuentra el ganado doméstico, propagan las semillas (Mares *et al.*, 1977). Además, por su habilidad competitiva tienden a desplazar a otras especies, principalmente zacates, lo que reduce los coeficientes de agostaderos (Gibbens *et al.*,

1992), e incrementa la tasa de erosión de los suelos (Martin y Morton, 1993).

Por estas razones, los mezquites han sido considerados como especies indeseables en los agostaderos (Gilbert, 1991), lo que ha obligado a desarrollar diferentes métodos, tanto mecánicos como químicos, para eliminarlos. (Fisher *et al.*, 1973; Scifres *et al.*, 1973). No obstante, en el caso particular de México, la reducción drástica de las poblaciones ha sido el resultado de una tala excesiva, para la obtención de leña y carbón, y por la apertura de tierras para la agricultura (Signoret, 1970; Rzedowski, 1988).

En contraste con lo anterior, diferentes autores (Tiedemann y Klemmedson, 1977; Simpson y Solbrig, 1977; Haque *et al.*, 1991; Hang *et al.*, 1995) consignan que los mezquites, como otras especies leñosas, no afectan siempre los coeficientes de agostadero, ya que bajo su dosel se presentan condiciones microclimáticas y de fertilidad de suelo, que facilitan el establecimiento de una carpeta herbácea bien desarrollada. En estos casos los niveles de productividad y cobertura encontrados son mayores cuando los mezquites están presentes que cuando son eliminados (Klemmedson y Tiedemann, 1986).

En la mayoría de las ocasiones la respuesta de facilitación ha sido atribuida a la modificación del microclima y al incremento en la fertilidad del suelo (Tiedemann y Klemmedson, 1977; Archer *et al.*, 1988; García-Espino *et al.*, 1989) mientras que la interferencia se atribuye a la competencia por nutrimentos y agua, producto del extenso sistema radical de los mezquites (Fisher *et al.*, 1973; Dugas y Mayeux, 1991; Wan y Sosebee, 1991).

Sin embargo, el nivel de interferencia puede estar en función de la densidad, la cobertura, y por consiguiente, del grado de intercepción de luz por parte de las leñosas, ya que se puede llegar a condiciones en las que la fotosíntesis de la vegetación asociada se vea limitada (Mordelet, 1993). En este sentido Archer (1994) señala que la pérdida de zacates, debido a la presencia de mezquite, puede ser el resultado de la disminución de luz y del incremento en la densidad de especies leñosas tolerantes a la sombra.

Stuart-Hill y Tainton (1989) señalan que la aparente contradicción que se presenta se debe a que en la mayoría de las ocasiones se han evaluado los extremos de un continuo, es decir, condiciones de ausencia total y condiciones en que la densidades de leñosas son muy altas. La evaluación de condiciones intermedias permitirían dilucidar otras posibilidades en la interacción de los mezquites y las herbáceas.

En un intento por comprender este tipo de interacciones, en el presente trabajo se realizó un inventario y una valoración de la cobertura de las especies

herbáceas de un agostadero semiseco del norte de Guanajuato, con base en la presencia de tres condiciones estructurales en la vegetación: áreas de zacatal, áreas de zacatal con mezquites arbóreos aislados y áreas con mezquites arbustivos formando conglomerados. Lo anterior permitió evaluar los efectos que los mezquites pueden tener sobre la composición y cobertura de la vegetación herbácea, tomando como parámetro de comparación, entre las tres condiciones, los niveles de luz en términos de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF).

La decisión de tomar a la luz como elemento de comparación se debió a que muchas de las especies de zacates de estas regiones, que sirven de forraje al ganado, tienen metabolismo C_4 , por lo que la reducción diferencial en los niveles de luz, producto de la mayor o menor compacidad de los doseles, podría afectar su establecimiento y niveles de productividad.

Materiales y métodos

Área de estudio. El trabajo se realizó en el predio "El Cortijo", que se encuentra a 20 km al NE de la ciudad de Dolores Hidalgo, en estado de Guanajuato. Se ubica entre los 21° 13' de latitud Norte y a los 100° 48' de longitud Oeste, a una altitud de 1906 msnm. Ocupa una superficie de 36 ha, y presenta una ligera pendiente de 2 a 3° con exposición oeste. Dicho predio, que permanece excluido al apacentamiento desde hace más de 12 años, es un bosque espinoso en el que predomina *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Wild.) M.C. Johnst., que es el mezquite típico de las regiones semisecas del centro de México (Rzedowski, 1988).

El clima es semiseco templado, con un régimen de lluvias de verano y con una precipitación que oscila entre los 400 y los 600 mm anuales. La temperatura media anual varía entre los 16 y los 18 °C, con una máxima promedio de 32 °C y una mínima promedio de 2 °C. Se presentan heladas, de 10 a 15 días al año, en los meses de noviembre a marzo (García, 1988). Los suelos dominantes son del tipo Feozem, de color café y de clase textural media (franco arenoso), con una profundidad que va de los 15 a 40 cm (CETENAL, 1973).

Si se consideran la densidad de los mezquites y la forma biológica predominante, el predio puede subdividirse en dos secciones: una en la que el mezquite es muy denso y en la que predominan mezquites arbustivos y otra con mezquites arbóreos aislados con una carpeta herbácea bien desarrollada. Dicha diferenciación pudiera ser de carácter antropógeno, ya que el predio sirvió de potrero en el pasado y los mezquites arbóreos fueron, al parecer, tolerados para servir de sombra al ganado.

Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF). En cada una de las condiciones se realizaron, en tres fechas diferentes, solsticio de invierno de 1994 (21 de diciembre), equinoccio de primavera y solsticio de verano de 1995 (21 de marzo y 21 de septiembre, respectivamente), evaluaciones de la variación diurna de la densidad de flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que llega a nivel de la vegetación herbácea. Las evaluaciones se llevaron a cabo en intervalos de dos horas, entre a las 9:00 y las 17:00 horas. Para tal fin se utilizó un Ceptómetro (Delta T, Devices) que proporciona, en cada medición, un promedio de 40 sensores distribuidos a lo largo de una barra de 40 cm, lo que es muy adecuado para las condiciones heterogéneas de los doseles.

El registro en cada una de las horas de las distintas fechas, consistió en 12 lecturas en el sitio abierto, 12 lecturas bajo el dosel de dos mezquites arbóreos aislados y 12 lecturas bajo el dosel de un conglomerado de mezquites arbustivos. En el caso de los árboles, los registros se tomaron a lo largo de cuatro líneas, con orientación NE, SE, SW y NW, que comenzaban en el tronco y terminaban en el borde del dosel. Cada línea fue dividida en tres segmentos: centro, medio y borde, dando un total de 12 registros por árbol. Es claro que el número de mezquites evaluados no permite tener una caracterización completa de las diferentes condiciones del mezquital, sin embargo, y por tratarse de condiciones contrastantes, los valores obtenidos dieron una idea muy clara sobre las condiciones de luz de cada situación. Para realizar una confrontación más objetiva los valores obtenidos, en cada observación del mezquital y en el área abierta, fueron comparados mediante diagramas de caja, y a través del análisis exploratorio de datos, que nos muestran los valores de la mediana, del primer y tercer cuartil, así como de los valores máximos y mínimos (Salgado U., 1991).

Análisis de la vegetación. La evaluación de las características de la vegetación, se realizó a través del establecimiento de transectos en los que se ubicaron líneas de Canfield (Canfield, 1941), con una longitud que dependió de cada condición. Así en el área abierta se colocaron cinco líneas de 20 metros cada una, orientadas de acuerdo con la pendiente. La segunda condición se evaluó bajo el dosel de ocho mezquites, con una altura y diámetro promedio de tres y ocho metros respectivamente. En cada mezquite se colocaron, en diferentes orientaciones (N, NE, E, SE, S, SW, W y NW) y del tronco a la periferia, ocho líneas sobre las que se estimó cobertura de las diferentes especies. En el conglomerado de arbustos se observó una composición sumamente reducida de especies, además de que el área es pequeña, razón por la cual

las estimaciones de la cobertura se hicieron por medio de un cuadro de un metro cuadrado.

En el caso de los mezquites arbóreos y de las áreas abiertas, se realizó un análisis de ordenación mediante el procedimiento análisis de correspondencia desprovisto de tendencia (DCA, por sus siglas en inglés) (Hill y Gauch, 1980), empleando las líneas y los mezquites como sitios de muestreo. Dicho análisis se realizó con el fin de tener una idea más clara de la estructura de la comunidad, e identificar los patrones de distribución de la carpeta herbácea y arbustiva.

Resultados y discusión

Densidad de flujo fotónico fotosintético. La evaluación realizada en las diferentes fechas (cuadro 1) muestra que las tres condiciones son sumamente diferentes en cuanto a los niveles de DFFF que llega al plantel herbáceo. Al tomar como punto de referencia la mediana de la DFFF que incide en los sitios abiertos, observamos que en la hora de mayor intensidad de radiación (13:00 horas), la presencia de mezquites arbóreos reduce en más de 50% los niveles de DFFF (figura 1). Dicha reducción se presenta aun en las horas de menor incidencia de radiación (entre las 9:00 y las 17:00 horas), ya que ésta llega a ser hasta del 30%. En el caso del conglomerado de arbustos el efecto del dosel fue aun mayor, ya que los niveles de reducción de la DFFF alcanzaron casi el 75% en la mayoría de los momentos de medición.

El patrón de disminución se conservó todas las fechas, no obstante que en las dos primeras, solsticio de invierno y equinoccio de primavera se presentaron condiciones totalmente despejadas y en la última una elevada nubosidad que persistió a lo largo del día.

En los mezquites arbóreos, la reducción en la DFFF, pese a ser importante no llega a ser limitativa para la fotosíntesis de las especies C_3 , ya que éstas se saturan, es decir, ya no asimilan CO_2 , con niveles menores a los $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Nobel, 1991), y en este caso se registraron valores cercanos o mayores a los $1000 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para las especies C_4 es probable que si sólo se consideran las medianas, se pueda concluir que los niveles son limitativos, ya que estas plantas están adaptadas a condiciones de alta insolación dado que no se saturan ni con $2000 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (Nobel, 1991). Sin embargo, los cambios en la inclinación de los rayos solares, y el recorrido de la sombra a lo largo del día, que se reflejan en una gran variabilidad y sesgo de los datos, provoca que durante el día se presenten áreas bajo el dosel con luz plena mientras que otras permanecen sombreadas, lo que podría mitigar esta condición limitativa. Más aún, muchas de las plantas reciben una

Cuadro 1. Mediana, primer y tercer cuartil de la DFFF ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), bajo doseles de mezquite y en áreas abiertas en tres diferentes fechas.

Hora	mezquite 1 mediana 1º cuartil 3º cuartil	mezquite 2 mediana 1º cuartil 3º cuartil	conglomerado mediana 1º cuartil 3º cuartil	área abierto mediana 1º cuartil 3º cuartil
Solsticio de invierno de 1994				
9:00	650 440 700	800 500 840	190 180 215	940 920 960
11:00	850 650 1670	1440 895 1550	490 410 510	1850 1850 1855
13:00	940 650 1680	1260 1030 1590	395 320 405	1790 1750 1810
15:00	750 295 1250	905 780 1250	460 405 490	1300 1295 1305
17:00	350 305 405	300 285 305	95 90 100	370 365 375
Equinoccio de primavera de 1995				
9:00	890 610 910	800 605 890	210 105 310	950 945 955
11:00	1105 780 1295	870 750 1110	360 280 540	1770 1765 1775
13:00	1005 680 1200	550 420 750	360 290 480	1730 1700 1735
15:00	805 500 1010	510 400 690	320 250 410	1320 1300 1350
17:00	430 250 520	130 110 150	50 45 55	680 650 690
Solsticio de verano de 1995				
9:00	230 210 310	500 390 695	190 100 205	750 745 755
11:00	*	*	*	*

Hora	mezquite 1 mediana 1º cuartil 3º cuartil	mezquite 2 mediana 1º cuartil 3º cuartil	conglomerado mediana 1º cuartil 3º cuartil	área abierto mediana 1º cuartil 3º cuartil
13:00	200 180 300	295 260 360	110 105 150	570 550 590
15:00	300 250 500	450 400 600	190 160 210	760 710 790
17:00	105 95 100	105 100 108	50 40 55	195 190 200

* No se registraron los datos

gran cantidad de haces solares a lo largo del día, lo que puede favorecer su crecimiento (Monsi *et al.*, 1973).

Esto contrasta notablemente con la situación bajo el dosel del conglomerado de arbustos; su altura y patrón de ramificación provoca que a lo largo del día y en todas las fechas, los niveles de radiación sean considerablemente más bajos respecto a los que se registran bajo el dosel de los mezquites arbóreos y del sitio abierto (figura 1), además de que no se presenta una variación tan grande como en el caso de los árboles. En vista de lo anterior, es probable que las condiciones sean fuertemente limitativas para la fotosíntesis de especies con metabolismo C_4 , ya que la tasa de asimilación de CO_2 está fuertemente correlacionada con la energía recibida por las hojas (Mordelet, 1993).

En este caso es posible suponer que la reducción en la radiación es la causa principal de que bajo estas condiciones no se presenten gramíneas (como veremos posteriormente). Sin embargo, no hay que descartar que ciertos procesos fotomorfogénicos, que influyen en la germinación y el establecimiento, puedan ser afectados por los cambios en la composición espectral de la luz (Salisbury y Ross, 1992).

Se puede señalar, por consiguiente, que no sólo la competencia por agua y nutrientes determina la disminución en la cobertura de los zacates, por la presencia de mezquite, como ha sido señalado en muchas ocasiones (Bedunah y Sosebee, 1986; Mayeux Jr. 1987; Dahl *et al.*, 1978), ya que las características estructurales y las densidades de los mezquites son determinantes en el efecto que estos tienen sobre la vegetación herbácea.

Análisis de la vegetación

El análisis de la vegetación muestra que los mezquites ejercen un influencia significativa en la composi-

ción y en las características estructurales y fisonómicas de la vegetación. Al igual que con otras especies leñosas (Joffre y Rambal, 1988; Ovalle y Avendaño, 1987; Belsky *et al.*, 1989) es posible distinguir diferentes asociaciones.

La primera se desarrolla en los sitios abiertos y está representada por 18 especies, de las cuales predominan los zacates *Aristida adscensionis* L. y *Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm. Estas especies forman un césped discontinuo por la presencia de espacios con suelo desnudo, la mayoría de ellas con una cobertura menor al 3% (cuadro 2). La segunda se encuentra bajo el dosel de los mezquites arbóreos y se compone de 30 especies pertenecientes a 7 familias y 27 géneros (cuadro 2). En términos generales se observa un claro predominio de tres especies de gramíneas: *Leptochloa dubia* (H.B.K.) Nees, *Setaria macrostachya* H.B.K. y *Panicum obtusum* H.B.K. No obstante, se observan importantes diferencias en su dominancia en los diferentes mezquites evaluados, lo que indica la existencia de un cierto nivel de exclusión entre ellas.

Hay que destacar el caso de *Buchloe dactyloides*, ya que a pesar de ser una de las especies más importante de las áreas abiertas, se registró bajo el dosel de todos los mezquites, e incluso en uno de ellos se presentó como la especie con mayor cobertura.

La mayoría de las especies de otras familias presentan valores de cobertura bajos, sin embargo, por su papel en la determinación de la fisonomía de la vegetación y por la frecuencia con que fueron registradas destacan: *Gymnosperma glutinosum* (Spreng.) Less, *Sanvitalia procumbens* Lam., *Zaluzania* sp, *Mammillaria magnimamma* Haworth, *Ferocactus latispinus* (Haworth) Britton *et* Rose y *Opuntia* sp.

Bajo el conglomerado de mezquites se observa un predominio casi total de una sola especie, *Gymnosperma glutinosum*, no obstante que los valores de cobertura

Figura 1. Diagramas de caja de variación de la DFF bajo doseles de mezquites en áreas abiertas, para las 13:00 horas del **a)** Solsticio de invierno; **b)** Equinocio de primavera de 1995 y **c)** Solsticio de verano de 1995.

que presenta promedian un 20%. Cactáceas como *Mammillaria magnimama*, *Ferocactus latispinus* y *Opuntia* sp., son elementos frecuentes aunque con niveles de cobertura bajos. Destaca sobre todo la ausencia de zacates. Sin embargo, una vez pasado el límite que define la proyección vertical del dosel, las gramíneas se hacen presentes.

¿Qué explicaciones, además del factor luz, que señalamos anteriormente, se han planteado para explicar los patrones de distribución observados? En primer lugar Weltzin y Coughenour (1990), han señalado que las especies que se desarrollan dentro y fuera del dosel poseen diferentes atributos ecofisiológicos para tolerar la desecación, además de distintas capacidades para aprovechar los incrementos de fertilidad y de humedad del suelo. En algunos trabajos incluso se ha observado el predominio de especies C_3 bajo dosel y de C_4 en las áreas abiertas (Archer, 1994).

Si comparamos las áreas abiertas con las áreas bajo el dosel de los árboles podemos hacer varias inferencias sobre el patrón observado. En primer lugar debemos resaltar que las especies de zacates encontradas en las diferentes condiciones presentan metabolismo fotosintético C_4 , lo que indica que todas poseen una cierta capacidad para tolerar insolaciones altas, y una alta eficiencia en el uso del agua (Nobel, 1991). Por esta razón apelar, a diferencias en la capacidad para tolerar la desecación, como causa del patrón observado, pudiera no ser lo más adecuado. En el caso de los demás taxa es probable que el microclima más favorable sí sea el factor que más influya en su distribución.

El predominio mostrado por las especies de zacates con crecimiento erecto y amacollado pudiera hacernos pensar que son ellas las que presentan la mayor capacidad para aprovechar las condiciones que bajo el dosel se generan. No obstante, *Buchloe dactyloides*, que es corto y cespitoso, se registró en todos los individuos evaluados y en uno de ellos fue la especie dominante.

Estas observaciones nos indican que es probable que otros atributos, además de las habilidades competitivas, deben tomarse en cuenta. Una explicación alternativa puede darse por las diferencias que se presentan en la capacidad de dispersión, ya que de acuerdo con Tilman (1994), el que una especie no se encuentre en un sitio determinado, puede deberse no sólo a limitantes de tipo ambiental o competitivo, sino a que sus posibilidades de dispersión no le permiten establecerse antes que otras.

Por otra parte, la explicación para la asociación consignada en el caso del conglomerado de arbustos, pudiera estar relacionada con sus condiciones particulares de radiación, tal como se señaló anteriormente.

Análisis de ordenación

Como ya se indicó la vegetación que se localiza bajo el dosel de los mezquites arbóreos presenta importante variación tanto en la composición de especies como en los valores de cobertura de las mismas. En este sentido el diagrama de ordenación (figura 2) nos indica que los mezquites se pueden agrupar en tres: el primer grupo está determinado por la presencia de *Panicum obtusum* y el segundo por *Setaria macrostachya* y *Leptochloa dubia*. El tercer caso estaría dado por la presencia de *Buchloe dactyloides* que determina que al menos un individuo se separe del resto ya que posee una composición más similar a la de las áreas abiertas.

En este diagrama (figura 2), se observa que la dispersión sobre el primer eje de ordenación, con una varianza acumulada 26.5% (cuadro 3), corresponde a un gradiente que va de los sitios abiertos a las áreas

bajo el dosel de los mezquites, observándose una clara separación entre estas dos situaciones. En el segundo eje de ordenación, con varianza acumulada de 45.8% (cuadro 3), la dispersión de los mezquites es mucho mayor que la dispersión de los sitios abiertos, lo que se explica por las diferencias en la composición de especies bajo los mezquites.

Aunque el diagrama de ordenación nos proporciona la relación entre los sitios y las especies con alguna variable hipotética (ter Brak y Prentice, 1988), en este momento no tenemos elementos para señalar cuál pudiera ser la responsable de tal variación. A pesar de que estas variables pueden estar relacionadas con alguna característica de los árboles o del medio, es posible que las características de las especies asociadas, y que tienen que ver con su habilidad competitiva y con sus capacidades de dispersión, sean también importantes, tal como fue indicado anteriormente. Por

Figura 2. Diagrama de ordenación (DCA) para sitios (bajo dosel de mezquite y áreas abiertas) y especies.

Cuadro 2. Valores de cobertura de las especies establecidas bajo mezquite y en las áreas abiertas.

Familia / especie	Mezquites								Áreas abiertas				
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5
Graminae													
<i>Aristida adcensionis</i>		4.42	2.67	0.48			2.63		43.40	17.85	17.90	20.45	4.5
<i>Bouteloua repens</i>		1.52											
<i>Brachiaria mentziana</i>	1.9												15.089
<i>Buchloe dactyloides</i>	4.92	0.83	23.16	1.61	0.746	1.81	15.79	1.54	12.6	16.4	22.23	7.87	1.55
<i>Enneapogon desvauxii</i>	0.34												
<i>Leptochloa dubia</i>	5.15	11.07	3.59	15.88	2.089	32.78		3.03	0.8				
<i>Panicum obtusum</i>	49.92			2.75	18.58		60.09						
<i>Setaria macrostachya</i>	2.52	9.06	11.33	2.89	12.61	19.81		26					
<i>Setaria</i> sp.		0.48	1.41	5.57			16.67						
<i>Botriochloa</i> sp.				0.62	2.05			11.28	1.9			5.33	
Compositae													
<i>Ageratum corymbosum</i>						3.32							
<i>Baccharis</i> sp.	0.94												
<i>Bahia absinthifolia</i>	0.013												
<i>Bahia</i> sp.	0.039												
<i>Franseria</i> sp.		2.6											
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	7	1.09	0.48		2.72								
<i>Haplopappus spinulosus</i>				0.27				1.54					
<i>Heterosperma pinnatum</i>	0.013	0.94	4.14										
<i>Parthenium incanum</i>					1.38					3.35			
<i>Sanvitalia procumbens</i>	0.05	5.08	0.98										0.68
<i>Zaluzania augusta</i>	12.28			5.81		1.36		17.38					
<i>Zinnia peruviana</i>	0.1												
Leguminosae													
<i>Desmodium</i> sp.	0.026												
Nyctaginaceae													
<i>Boerhaavia erecta</i>	0.13												
<i>Boerhaavia</i> sp.	0.39												
Cruciferae													
<i>Lepidium</i> sp.	0.13												
Chenopodiaceae													
<i>Chenopodium</i> sp.		10.3											
Cactaceae													
<i>Mammillaria magnimamma</i>			1.49			0.97		1.69				2.3	
<i>Ferocactus latispinus</i>			0.30								0.55	2.51	
<i>Opuntia</i> sp.	2.98	0.14		1.81		3.08			1.0				

esta razón es posible que la especie dominante sea aquella que se establezca primero, lo que nos indica la existencia de una cierta aleatoriedad definida por las posibilidades de dispersión. Un análisis sobre la dinámica de estos sistemas es necesario para responder a esta situación.

Conclusiones

Los mezquites arbóreos provocan cambios importantes en las características de la vegetación herbácea y ar-

bustiva. Bajo su dosel se presenta un plantel que difiere significativamente en composición, hábito, y cobertura, del que se encuentra en las áreas abiertas. Las especies que dominan bajo dosel son zacates perennes, amacollados o estoloníferos, de porte intermedio; las que dominan en sitios abiertos son zacates perennes o anuales, cespitosos y cortos.

No obstante que la disminución en la DFFF bajo el dosel de los árboles alcanza niveles importantes, no llega a ser limitativo para el desarrollo de zacates con metabolismo C_4 , lo que se ve reforzado por la gran

Cuadro 3. Valores característicos y porcentaje de la varianza acumulada de los cuatro primeros ejes de ordenación, construidos mediante DCA, de las especies asociadas al dosel de mezquite y a las áreas abiertas.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valor característico	0.736	0.537	0.078	0.034	2.781
Longitud del gradiente	3.120	3.127	1.755	1.387	
Porcentaje de la varianza acumulada de los datos de las especies	26.5	45.8	48.6	49.8	

variabilidad en los niveles de radiación, que es producto de la inclinación de los rayos solares y por la gran cantidad de claros en el dosel.

Los mezquites arbustivos, que forman conglomerados y presentan doseles muy cerrados, se caracterizan por poseer una vegetación herbácea muy escasa (con ausencia de zacates) bajo su dosel, y por restringir de forma significativa el paso de radiación. Esto último se revela por los niveles bajos de DFFF, que llegan a ser limitativos para el desarrollo de especies con metabolismo C_4 .

La relación de los mezquites con la vegetación herbácea, zacates en particular, puede representarse por un gradiente que va de la interferencia, y por tanto de la reducción en la cobertura de los mismos, a la facilitación, en la que el desarrollo de estas especies se ve altamente favorecido. Dicho gradiente parece ser el resultado de las diferencias que en densidad, forma biológica y estructura del dosel poseen los mezquites.

Literatura citada

Archer S. 1994. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-Thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* (En prensa)

Archer S. Schifres C., and Bassham C. R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna conversion of grasland to thorn woodland. *Ecological Monographs* **58**:111-127.

Bedunah D.J. and Sosebee E. R. 1986. Influence of mesquite control on soil erosion on a depleted range site. *Journal of Soil and Water Conservation* **3**:131-135

Belsky A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrientes, and tree-grass competi-

tion. *Ecology* **75**: 922-932.

Belsky A. J., Amudson R. G., Duxbury J. M., Riha S. H., Ali A. R., and Mwonga S. W.. 1989. The effects of trees on the physical, chemical, and biological environments in a semiarid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* **26**:1005-1024.

Canfield R.H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* **39**:388-394.

CETENAL. 1973. Carta edafológica F-14-C-44, escala 1:50,000, Dolores Hidalgo, Gto.

Dahl B.E., Sosebee R. E., Goen J. P., and Brumley C. S.. 1978. Will mesquite control with 2,4,5-T enhance grass production?. *Journal of Range Management* **31**:129-131.

Dugas W. A. and Mayeux Jr S. Evaporation from rangeland with and without mesquite. *Journal of Range Management* **44**:161-170.

Felker P., Clark P. R., Laag A. E., and Pratt P. F. 1981. Salinity tolerance of the tree legumes: mesquite (*Prosopis glandulosa* var *torreyana*, *P. velutina* y *P. articulata*), algarrobo (*P. chilensis*), kiawe (*P. pallida*), y tamarugo (*P. tamarugo*), grown in sand culture on nitrogen-free media. *Plant and Soil* **61**:311-317.

Fisher C.E., Wiedemann H. T., Meadors C. H., and Brock J. H. 1973. Mechanical control of mesquite. En: Mesquite: Growth and development, management, economics, control and uses. Texas Agricultural Experimental Station. Research Monographs 1. pp 46-52

García E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM, México D.F. 246 p.

García-Espino G., Reynaga V. J. R., Medina T. J. G. y Jasso I. R. 1989. Características físicas y químicas de islas de fertilidad y áreas adyacentes de mezquite (*Prosopis glandulosa* Torr.) en un matorral mediano espinoso en el norte de Coahuila. *Agraria* **5**:38-49.

Gibbens R.P., Beck. R. F., McNeely R. P. and Herbel C. H. 1992. Recent rates of mesquite establishment in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Range Management* **45**:585-588.

Gilbert B. 1991. A tree too tough to kill. *Audubon* **87**:84-97.

Hang S. M., Mazzarino J., Nuñez G., Oliva L. 1995. Influencia del desmonte selectivo sobre la disponibilidad de nitrógeno en años húmedos y secos en sistemas silvo-pastoriles en el Chaco árido Argentino. *Agroforestería de las Américas* **2**:9-14.

Haque Z., Younga A., McDaniel K. C., and Pieper R. D. 1991. Two-phase in mesquite-herbland vegetation in southern New Mexico. *The Southwestern Naturalist* **36**:54-59.

Hill M.O. y Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**:48-58.

Infante G. S. y Zárate de Lara. G. P. 1990. *Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario*. 2a ed. Trillas. México D.F. 643 p.

- Joffre R. and Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* 9:405-422.
- Klemmedson J.O. and Tiedemann A. R. 1986. Long-term effects of mesquite removal on soil characteristics: II Nutrient availability. *Soil Science Society American Journal* 50:476-480
- Mares M.A., Enders F. A., Kingsolver J. M., Neff J. L., and Simpson B. B. 1977. *Prosopis* as niche component. En: *Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems*. Simpson, B.B. (ed.). Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg Penn. pp 1-21.
- Martin S.C. and Morton H. L. 1993. Mesquite control increases grass density and reduces soil loss in southern Arizona. *Journal of Range Management* 46:170-175.
- Mayeux Jr. H.S. 1987. Application of herbicides on rangelands with a carpeted roller: timing of treatment in dense stands of honey mesquite. *Journal of Range Management* 40:348-352.
- Monsi M., Vohijima R. and Oikawa T. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*. pp. 301-327
- Mordélet P. 1993. Influence of the shading on carbon assimilation of grass leaves in Lamto savanna, Cote d'Ivoire. *Acta Oecologica* 14:119-127.
- Nobel P.S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press. San Diego, CA. 633 p.
- Ovalle C. y Avendaño J. 1987. Interaction de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. I Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologica, Oecological Plantarum* 8(2):385-404.
- Rzedowski J. 1988. Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidae) en Norteamérica. *Acta Botánica* 3:7-19.
- Salgado V. I. H. 1991. El análisis exploratorio de datos en las poblaciones de peces. Fundamentos y aplicaciones. ENEP Zaragoza, UNAM. 112 pp.
- Salisbury F.B. and Ross C. W. 1992. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California. p. 682
- Scifres C.J., Bovey R. W., Fisher C. E., and Baur J. R. 1973. Chemical control of mesquite. En: *Mesquite: Growth and development, management, economics, control and uses*. Texas Agricultural Experimental Station. Research Monographs 1. pp 24-32
- Signoret P. J. 1970. Datos sobre algunas características ecológicas del mezquite (*Prosopis laevigata*) y su aprovechamiento en el Valle del Mezquital. En: *Mezquites y Huizaches: Algunos aspectos de la economía, ecología y taxonomía de los géneros Prosopis y Acacia en México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D.F.
- Simpson B.B. and Solbrig O. T. 1977. Mesquite. En: *Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems*. Simpson B.B. (ed.). Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg Penn. pp 1-21
- Stuart-Hill G.C. and Tainton N. M. 1989. The competitive interaction between *Acacia karroo* and the herbaceous layer and how this is influenced by defoliation. *Journal of Applied Ecology* 26:285-298.
- ter Braak C.J.F. and Prentice I. C., 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-315
- Tiedemann A. R. and Klemmedson J. O. 1977. Effect of mesquite trees on vegetation and soil in the desert grassland. *Journal of Range Management* 30:361-367.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75:2-16.
- Wan C. and Sosebee R. E. 1991. Water relations and transpiration of honey mesquite on two sites in west Texas. *Journal of Range Management* 44:156-160.
- Weltzin J.F. and Coughenour M. B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science* 1:325-334.