

## Informe final\* del Proyecto LI005

### Estequiometría ecológica y percepción remota para el análisis de la distribución espacial e invasibilidad de zacate Buffel (*Cenchrus ciliaris*), en zonas prioritarias del noroeste de México

<b>Responsable:</b>	Dr. Alejandro Emilio Castellanos Villegas
<b>Institución:</b>	Universidad de Sonora Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas
<b>Dirección:</b>	Rosales y Niños Héroes s/n, Centro, Hermosillo, Son, 83000 , México
<b>Correo electrónico:</b>	<a href="mailto:acastell@guaymas.uson.mx">acastell@guaymas.uson.mx</a>
<b>Teléfono/Fax:</b>	01 662 259 2169
<b>Fecha de inicio:</b>	Septiembre 30, 2014.
<b>Fecha de término:</b>	Abril 3, 2018.
<b>Principales resultados:</b>	Base de datos, informe final.
<b>Forma de citar** el informe final y otros resultados:</b>	Castellanos, A. E. y J. R. Romo-León. 2018. Estequiometría ecológica y percepción remota para el análisis de la distribución espacial e invasibilidad de zacate Buffel ( <i>Cenchrus ciliaris</i> ), en zonas prioritarias del noroeste de México. Universidad de Sonora. <b>Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. LI005.</b> Ciudad de México.

#### Resumen:

Las especies invasoras tienen características ecológicas y fisiológicas que permiten su alta capacidad de invasibilidad. El uso de nutrientes en los sistemas ecológicos en que se presentan se modifica en función de su estequiometría ecológica, aunque dichos estudios aún no se han efectuado. La homeostásis de las especies y de las comunidades, caracterizable utilizando la estequiometría ecológica, se considera que deberá ser menor en sistemas alterados por invasoras, debido a sus relaciones estequiométricas, productivas y de biodiversidad, por lo que existirá asociado a un gradiente de homeostásis un determinado grado de invasibilidad en la cubierta vegetal, lo que deberá ser posible relacionar utilizando métricas de fenología, NDVI y productividad detectadas mediante percepción remota. Los modelos generados utilizando homeostásis y percepción remota permitirán establecer propuestas de manejo basadas en características funcionales de las especies exóticas invasoras para las áreas prioritarias para la conservación estudiadas en la región Central de Sonora. El modelo será probado en particular para el caso del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris* = *Pennisetum ciliare*).

- 
- \* El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx)
  - \*\* El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

Título

**Estequiometría ecológica y percepción remota para el análisis de la distribución espacial e invasibilidad de zacate Buffel (*Cenchrus ciliaris*), en zonas prioritarias del Noroeste de México (LI0005)**

Datos de la Institución

Universidad de Sonora  
Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas  
Blvd. L. D. Colosio y Reforma, Edif. 7G  
Tels. 662 259 2169  
Dr. Marco A. López Torres - Jefe del Departamento

Datos de Responsables

Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas  
Profesor - Investigador TC  
[acastell@guaymas.uson.mx](mailto:acastell@guaymas.uson.mx)  
Dr. José Raúl Romo León  
Profesor - Investigador TC  
[joser2@guayacan.uson.mx](mailto:joser2@guayacan.uson.mx)

Datos Representante legal

Dr. Heriberto Grijalva Monteverde

Datos del proyecto

Utilizar la teoría de la Ecología Estequiométrica para establecer las relaciones estequiométricas y de homeostásis en especies invasoras y comunidades vegetales invadidas, presentes en áreas prioritarias para la conservación de la región central de Sonora, y correlacionarlas con los diferentes grados de su invasibilidad detectados mediante percepción remota.

Lista de especies

*Cenchrus ciliaris*

Lista de resultados

Diagnóstico de la homeostásis de la comunidad caracterizada en puntos geográficos diferenciados para ser detectada mediante clasificaciones de cobertura de suelo y será utilizada para establecer relaciones con parámetros obtenidos mediante técnicas de percepción remota (series de tiempo como proxis de productividad y fenología).

Modelos de invasibilidad potencial como función de la homeostásis de la comunidad y variables ambientales y series de tiempo generadas mediante técnicas de percepción remota.

Diagnósticos de tendencias o grado de invasibilidad que consideramos estarán inversamente relacionadas (menor homeostásis en sistemas muy alterados con invasoras), con métricas de disturbio mediante percepción remota.

Propuestas de manejo de exóticas invasoras utilizando las interacciones ecológicas mediante la ecología estequiométrica de invasoras relacionada con métricas de percepción remota que consideramos nos permitirá idear mejores formas de control y posible erradicación de dichas especies invasoras.

<b>Resumen Ejecutivo</b>	<b>4</b>
<b>Executive summary</b>	<b>5</b>
<b>Objetivo general y particulares</b>	<b>6</b>
<i>General</i>	6
<i>Específicos</i>	6
<b>Antecedentes y justificación</b>	<b>6</b>
<i>Mapeo y evaluación de la distribución de buffel mediante el uso de percepción remota</i>	8
<i>Estequiometría Ecológica para entender homeostásis en comunidades vegetales</i>	8
<b>Hipotesis</b>	<b>11</b>
<b>Área de estudio o región geográfica</b>	<b>11</b>
<b>Técnicas y métodos</b>	<b>12</b>
<i>Estequiometría Ecológica</i>	12
<i>Percepción remota</i>	13
<b>Resultados</b>	<b>18</b>
<i>Clasificación de uso del suelo y análisis de series de tiempo y fenología</i>	18
<i>Cambio de uso de suelo</i>	18
<i>Fenología derivada de series de tiempo</i>	23
<i>Proporciones estequiométricas de C:N en especies invasoras y nativas</i>	30
<i>Individuos</i>	30
<i>Especies</i>	34
<i>Invasibilidad</i>	38
<i>Estequiometría por tipo de vegetación</i>	40
<i>Homeostásis de las comunidades vegetales</i>	41

<i>Modelos de invasibilidad potencial como función de la estequiometría y homeostásis de las especies y de la comunidad</i>	44
<i>Análisis de riesgo y propuestas de manejo de <i>Cenchrus ciliaris</i> en las regiones prioritarias para la conservación del estudio</i>	46
<b>ANEXO TEÓRICO</b>	53
<i>Estequiometría ecológica de plantas</i>	53
<i>Teorías de invasibilidad y estequiometría</i>	53
<i>Invasibilidad, disponibilidad y uso de recursos</i>	55
<i>Eficiencia en el Uso de recursos en plantas</i>	55
<i>Uso de recursos en suelo</i>	56
<b>Bibliografía</b>	58
<b>Reconocimientos - Agradecimientos</b>	63

## INFORME FINAL

### **Estequiometria ecológica y percepción remota para el análisis de la distribución espacial e invasibilidad de zacate Buffel (*Cenchrus ciliaris*), en zonas prioritarias del Noroeste de México.**

**PI. Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas**  
**CoPI. Dr. José Raúl Romo León.**

**DICTUS, Universidad de Sonora**

#### **Resumen Ejecutivo**

Las especies invasoras tienen características ecológicas y fisiológicas que permiten su alta capacidad de invasibilidad. Es de esperar que el uso de nutrientes por las plantas invasoras modifique las relaciones estequiométricas en los sistemas ecológicos en que se presentan, sin embargo estas son poco conocidas en el caso de ambientes limitantes como son las regiones áridas y semiáridas. El estudio mostró que *C. ciliaris* como invasora, modifica las relaciones estequiométricas del nitrógeno en el suelo y en las hojas de las especies vecinas, y mantiene una mayor proporción de C:N en sus hojas y el suelo, lo que le permite una mayor eficiencia en el uso del nitrógeno, después del agua el recurso más limitante en las zonas áridas y semiáridas. La mayor proporción C:N se encontró también en especies nativas con alto potencial de invasibilidad. El estudio de la concentración de C y N y sus relaciones estequiométricas en hojas y suelos, sugiere que posible éxito de *C. ciliaris* como invasora en las regiones prioritarias estudiadas se basa en su mayor eficiencia para utilizar el N del suelo y mantenerlo en el individuo y sus hojas. Un análisis de la homeostasis de la comunidad para el N y C:N permitió asociar una menor homeostasis de la comunidad con la susceptibilidad a la invasión por buffel. Los resultados de sensoría remota y fenología, sin embargo, mostraron que la invasión de buffel en las áreas prioritarias estudiadas ha sido principalmente en las comunidades de laderas, relacionado con su mayor eficiencia de uso de N, mientras que en las planicies su presencia en Sierra Seri, Cañada de Mazocahui y Sierra de Mazatán su presencia en el interior de las comunidades no está extendida, aunque sí como pastizal inducido, establecidos como praderas de agostadero para la ganadería.

## **Executive summary**

Invasive species have ecological and physiological characteristics that enhance their invasibility potential. Nutrient use by invasive plants change the stoichiometric relationships of ecological systems in which they colonize, although how those changes could be remain poorly known in limiting environments such as arid and semiarid lands. In this study we find that *C. ciliaris* as an invasive species, changes nitrogen stoichiometry in leaves and soil of neighbour species, and had a much higher C:N ratio in their leaves and soil, which allowed the species to have a higher use efficiency for nitrogen in their leaves, the most limiting resource, after water, in arid lands. Higher C:N ratio was also found in native species with high invasibility potential. The results for C and N and their stoichiometric relationships between leaves and soils, suggest that *C. ciliaris* invasive success in the five conservation priority areas under study, was due to its higher efficiency to use soil N and sequester it in its leaves. An homeostatic analysis developed for different plant communities in the priority areas, was able to relate low homeostatic values with higher susceptibility of plant communities to its invasion by buffelgrass. Remote sensing and phenological results however, showed that buffelgrass invasion was actually low in most foodplains communities in Sierra Seri, Cañada de Mazocahui and Sierra de Mazatán priority areas, although much higher for hillslope plant communities, characterized by much higher C:N buffelgrass stoichiometry. Most buffelgrass presence was related to pastizales inducidos, established as rangelands for cattle grazing.

## **Objetivo general y particulares**

### ***General***

Utilizar la teoría de la Ecología Estequiométrica para establecer las relaciones estequiométricas y de homeostásis en especies invasoras y comunidades vegetales invadidas, presentes en áreas prioritarias para la conservación de la región central de Sonora, y correlacionarlas con los diferentes grados de su invasibilidad detectados mediante percepción remota.

### ***Específicos***

- 1) Generar diagnósticos y productos mediante métricas de percepción remota (fenología, NDVI {Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada, por sus siglas en Inglés}, productividad) del zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* = *Pennisetum ciliare*) en ecosistemas áridos y la determinación de la velocidad y patrones espaciales con los cuales el zacate buffel, es capaz de expandir su área de distribución a ecosistemas adyacentes a los sitios donde ha sido establecido.
- 2) Desarrollar catálogos de las proporciones estequiométricas de C:N en especies invasoras y nativas de tres tipos de vegetación presentes en las cinco regiones prioritarias para la conservación de la región central de Sonora estudiadas.
- 3) Elaborar diagnósticos de las relaciones estequiométricas de C:N de especies dominantes para determinar la homeostásis de comunidades vegetales con diferentes grados de invasión por buffel y exóticas.
- 4) Generar modelos de homeostásis de comunidades vegetales con diversos grados de invasión por exóticas con variables fenológicas, de productividad y NDVI de la vegetación, y fragmentación, obtenidas mediante técnicas de percepción remota.
- 5) Elaborar propuestas de manejo de exóticas utilizando criterios de invasibilidad obtenidos mediante Estequiometría Ecológica y Percepción Remota en cinco áreas prioritarias a la conservación del Estado de Sonora. En base a los resultados de la propuesta y experiencia en estudios previos, las propuestas de manejo incluirán una propuesta de protocolo de mitigación, control y posible erradicación de la especie.

### **Antecedentes y justificación**

La estequiometría ecológica estudia el balance de energía y materiales (en particular las relaciones de C, N, P) en los procesos e interacciones ecológicas ((Sternner and Elser 2002). El incremento en la invasibilidad de especies exóticas en los ecosistemas naturales (Mooney and Hobbs 2000), además de comprometer su biodiversidad, altera y modifica de manera importante la composición, estructura y ciclos

biogeoquímicos (Arriaga et al. 2004; D'Antonio and Vitousek 1992; Ehrenfeld 2004; Evans et al. 2001; Mack and D'Antonio 2003), afectando las interacciones biológicas, productividad y funcionamiento de dichos ecosistemas. El aumento en la invasibilidad no tiene causas totalmente dilucidadas, y aunque existen algunas propuestas recientes (Nijs et al. 2004), proponemos que su abordaje considerando las relaciones estequiométricas de las especies involucradas y las comunidades vegetales afectadas, permitirá una nueva y mejor herramienta para describir las relaciones ecológicas afectadas. Estas relaciones estequiométricas y las homeostáticas derivadas de ellas, consideramos que pueden ser mas fácilmente escaladas a nivel de percepción remota, utilizando indicadores de NDVI y fenología, que permitan generar mejores predictores de las interacciones ecológicas que puedan estar siendo afectadas.

La introducción de *Cenchrus ciliaris* a los ecosistemas áridos y semiáridos de México representa un riesgo para la biodiversidad (De la Barrera 2008; Saucedo-Monarque et al. 1997), y para el funcionamiento de los ecosistemas (Castellanos et al. 2010; Castellanos et al. 2002). *Cenchrus ciliaris*, también conocido como zacate buffel, fue introducido como estrategia para aumentar la capacidad forrajera de los agostaderos en el desierto sonorense (Johnson and Navarro 1992; Johnson and Aguayo 1973). Esta especie, nativa del Sur de Asia y Este de África e introducida a múltiples ecosistemas alrededor del mundo (Arriaga et al. 2004), ha sido sujeto de múltiples estudios, y muchos de ellos demuestran que el zacate buffel ha reducido la diversidad de plantas, e interferido con funciones básicas en ecosistemas áridos (Franks, 2002; McIvor, 2003).

Debido a sus características ecofisiológicas (Tu 2002, Martin et al. 1995, Castellanos et al. 2002), el zacate buffel constituye un competidor muy eficiente, en comparación con muchas de las especies endémicas del desierto sonorense. Lo anterior, en combinación con el interés económico de los ganaderos en Sonora derivada de la percepción de que el buffel aumenta la productividad en sus agostaderos, genera un escenario de retroalimentación positiva para la acelerada deforestación y degradación de sitios con vegetación nativa.

Otro factor que tiene un papel crucial en la modificación de la vegetación y el potencial incremento en el impacto del zacate buffel, es la tendencia de cambio climático global. Donde las proyecciones (inclusive las más conservadoras) apuntan a un incremento generalizado de la temperatura atmosférica, teniendo como consecuencia una variación importante en la precipitación para el desierto sonorense, generalmente incrementando las condiciones de aridez (Christensen et al. 2007, Notaro and Mauss 2012). Estos escenarios presentan la posibilidad de que el buffel 1) incremente su dominancia al adaptarse a las condiciones de mejor manera que las otras especies o 2) la especie reduzca su ritmo de dispersión e invasión como consecuencia de la no adaptación a las nuevas condiciones.

En el caso de las áreas terrestres prioritarias para la conservación, la expansión del zacate buffel tanto en áreas donde no ha sido sembrado, como en sitios donde las praderas constituyen parte del manejo de los ranchos, representa una problemática ambiental severa, donde la introducción de la especie exótica genera

a menudo áreas con monocultivos que disminuyen enormemente la diversidad de especies, o áreas donde el buffel compite con las especies nativas, a menudo desplazándolas, disminuyendo la riqueza de la zona (Van Devender et al., 1997, Castellanos et al. 2002).

### ***Mapeo y evaluación de la distribución de buffel mediante el uso de percepción remota***

Con el fin de generar estrategias viables para el tratamiento de la problemática de buffel, es necesario saber dónde se encuentran ubicadas las praderas (sembradas tras la remoción total o parcial de la vegetación nativa), y de ser posible, llevar también a cabo el mapeo de las áreas invadidas, en donde el buffel no ha sido plantado, sino que se ha establecido en sitios por otros mecanismos tales como invasión tras eventos de disturbio o invasión de hábitat en sitios nativos. El uso de técnicas de percepción remota para la clasificación de uso de suelo (Tso and Mather 2009, Jensen 2005), representan una herramienta viable para el mapeo de las áreas con presencia de buffel. Aún mas, mediante el uso de técnicas de clasificación de uso de suelo en combinación con algoritmos para denotar cambios de cobertura de suelo entre dos tiempos diferentes (Singh 1989), nos permite obtener un panorama claro sobre 1) cuál es la distribución en el espacio de las praderas de buffel, 2) cuál es el cambio en el paisaje entre dos tiempos diferentes, con referencia a la implementación o decaimiento de las praderas de buffel en la zona muestreada y 3) cuáles son las áreas potenciales donde el buffel puede actuar como invasor.

Otro aspecto importante para llevar a cabo un análisis integral de la especie invasiva, es la comparación de sus características fenológicas (Schwartz 2004) y de productividad con comunidades de vegetación nativa, cercanas a las praderas de buffel sembradas. Mediante el uso de series de tiempo extraídas de imágenes satelitales, nos es posible 1) extraer aproximaciones de productividad anual para diversos tipos de cobertura del terreno y 2) extraer las características fenológicas tales como la duración de la época de crecimiento, el día de comienzo de la época de crecimiento, el día de valor máximo de la época de crecimiento, entre otras con el fin de entender las diferencias entre las dinámicas ecológicas de diferentes tipos de vegetación. La evaluación de estas variables con respecto la variabilidad climática específica de cada año, y a las características ecológicas de la comunidad (estequiométricas y homeostáticas) arrojará información valiosa acerca del comportamiento de los tipos de cobertura en años normales y en años donde la falta de agua conlleva condiciones de estrés para la vegetación, pudiendo así observar el efecto de la biodiversidad en la respuesta de la vegetación al estrés ambiental.

### ***Estequiometría Ecológica para entender homeostásis en comunidades vegetales***

En la última década, se viene explorando la posibilidad de utilizar la teoría de la Estequiometría Ecológica, para entender las respuestas de especies y ecosistemas terrestres a las condiciones ambientales debidas al cambio climático (Austin and Vitousek 2012; Dijkstra et al. 2012). La estequiometría ecológica en plantas, estudia la dinámica, eficiencia de utilización y reciclaje de los recursos limitantes como

nitrógeno (N) y fósforo (P), en relación con las concentraciones o disponibilidad de dichos nutrientes en el ambiente, y las implicaciones de su efecto en las interacciones ecológicas (Sturner and Elser 2002).

La proporción de N:P y C:N:P en especies de plantas superiores y en su conjunto dentro de una comunidad, con respecto a la disponibilidad de dichos nutrientes en el ambiente en que crecen, se han relacionado para establecer una medida de homeostásis con que son utilizados (He et al. 2008). La homeostásis en una especie esta dada por (Yu et al. 2010):

$$y = cx^{1/H}$$

donde:  $y$  = contenido de N o P en las plantas (o concentración en la comunidad);  $x$  = Nitrógeno ( $N_{in}$ ) ó Fósforo ( $P_{av}$ ) en el suelo, y  $c$  = constante.

La homeostásis a estas relaciones estequiométricas se han visto que varían con condiciones ambientales como incremento de  $CO_2$ , temperatura ó precipitación media anual, aunque dicha relación no se ha encontrado cuando solo se han muestreado un número reducido de ecosistemas (He et al. 2008).

El incremento del  $CO_2$  debido al cambio climático originalmente planteó la posibilidad de una mayor tasa de fotosíntesis y crecimiento en las plantas (Bazzaz 1990), sin embargo es mayor la evidencia actualmente que establece una regulación importante (downregulation) debido a la limitación de nutrientes (Oren et al. 2001), aún cuando los posibles cambios en las relaciones estequiométricas y homeostáticas apenas se han empezado a evaluar (Dijkstra et al. 2012). Como consecuencia, la productividad de los ecosistemas será modificada en forma compleja por la disponibilidad de nutrientes (Sardans et al. 2012), aunque originalmente se había propuesto que incrementaría.

Como consecuencia de la limitación de nutrientes en los procesos productivos y de crecimiento en las especies y ecosistemas, se ha propuesto que la estequiometría ecológica puede ser una disciplina importante para evaluar el papel de la estequiometría de las especies, como determinante de los procesos de relevo y cambio en la biodiversidad de los ecosistemas (Elser et al. 2010; Kerkhoff et al. 2005; Sturner and Elser 2002). La estequiometría ecológica esta avanzando a grandes pasos en los últimos cinco años y ha planteado problemas y respuestas no solo a escala individual sino también a escala de ecosistemas, en particular en relación del papel de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas (Abbas et al. 2013), por lo que consideramos que hacia el final del proyecto, la información generada permitirá establecer nuevas correlaciones a diferentes escalas. La estequiometría es una de las áreas de mayor crecimiento actualmente. Ya desde 1999, diversos autores vienen planteando que la biogeoquímica de los ecosistemas se puede explicar por la fisiología y estequeometría de los principales tipos funcionales en el ecosistema (Harris 1999, en Sturner & Elser 2002).

Yu et al. (2011) han encontrado en ecosistemas de pastizal en Mongolia que especies dominantes y con estrategias de conservación de nutrientes muestran una mayor homeostásis para N:P, aunque no necesariamente para cada uno de los nutrientes en particular (N y P). Igualmente una mayor homeostásis

a N:P se ha encontrado en especies de pastos que han mostrado mayor impacto a condiciones cambiantes de incremento de CO<sub>2</sub> (Dijkstra et al. 2012). Una estrategia opuesta podríamos esperar que fuera el caso en especies no nativas y con gran potencial de invasibilidad como podría ser el caso del zacate buffel.

En general las especies invasoras se caracterizan por tener menores costos de construcción por unidad de área comparadas con especies nativas del mismo género (Daehler 2003). Igualmente, especies invasoras en general presentan mayores tasas de crecimiento (Daehler 2003), lo que supondría que requieren tener costos metabólicos menores. Dado que el mantenimiento de homeostásis para N:P: y C:N:P en plantas representa un costo elevado (Sturner and Elser 2002), podríamos suponer que las especies con mayor potencial de invasibilidad serán especies que presentarán una menor homeostásis.

Debido a la reducida literatura al respecto, aún existe controversia al respecto de poder utilizar las características homeostáticas de la especie para determinar su potencial de invasibilidad (Cuassolo et al. 2012; Mozdzer and Meekins 2012). Existe la certeza de que el cambio climático y global incrementarán el número de especies invasoras, aunque las relaciones estequiométricas y de homeostásis estudiadas en especies vegetales y ecosistemas semiáridos del mundo han sido muy escasos, es posible que puedan ser también modificadas de manera importante en función de las condiciones ambientales y en el caso de regiones áridas y semiáridas por disponibilidad de agua (Dijkstra et al. 2012).

La propuesta desde la estequiometría ecológica en este proyecto, es a) conocer las características homeostáticas de especies invasoras, particularmente buffel (*Cenchrus ciliaris* = *Pennisetum ciliare*), en diferentes áreas prioritarias para la conservación de la región central de Sonora, ubicadas a lo largo de un gradiente ambiental de aridez. Las diferencias podrán ayudarnos a entender aspectos de la ecología estequiométrica de especies nativas e invasoras en condiciones distintas de aridez. En los tipos de vegetación con muestras de invasión por buffel (*C. ciliaris*), para cada una de las comunidades principales de las 5 regiones prioritarias estudiadas se establecerá además c) el grado de homeostásis de la comunidad. Este trabajo propone pues, relacionar dos aproximaciones, percepción remota y estequiometría ecológica. En este contexto, 1) El uso de percepción remota permitirá el mapeo de las zonas con buffel y su comparación en términos de productividad, NDVI, y fenología con la vegetación nativa adyacente a las áreas donde se encuentra la especie invasora exótica, 2) la utilización de la teoría de Ecología Estequiométrica para determinar homeostásis en especies invasora y nativas, así como la homeostásis de la comunidad vegetal en áreas con buffel versus homeostásis en comunidades nativas y 3) así correlacionar con el potencial de invasibilidad de buffel a comunidades naturales, y 4) correlacionar las métricas de percepción remota (fenología, NDVI y productividad) con las derivadas de la estequiometría y homeostásis de las comunidades para determinar correlaciones predictivas. La intersección de estas técnicas tiene como objetivo mapear la vulnerabilidad a invasión y la presencia de buffel en cinco áreas prioritarias para la conservación de la región central de Sonora.

## Hipotesis

La correlación entre homeostásis de la comunidad y tendencias o grado de invasibilidad estarán inversamente relacionadas (menor homeostásis en sistemas muy alterados con invasoras), por lo que existirá un gradiente de homeostásis y tendencias en la invasión-sucesión post disturbio, que podrá relacionarse a métricas de fenología, NDVI y productividad detectadas mediante percepción remota.

## Área de estudio o región geográfica

La región en la que se llevar a cabo el estudio es la región central del estado de Sonora, y específicamente en las áreas prioritarias de la Sierra Seri (1,900 km<sup>2</sup>), Sierra Libre (1,961 km<sup>2</sup>), Sierra Mazatán (191 km<sup>2</sup>), Cañada de Mazocahui (1,174 km<sup>2</sup>) y San Javier – Tepoca (3,783 km<sup>2</sup>) (Figura 1).

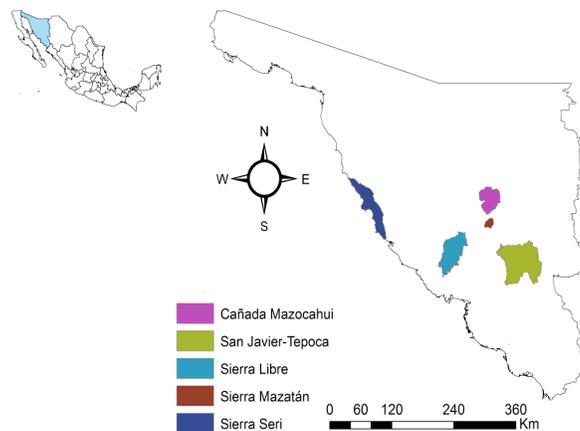


Figura 1: Muestra la ubicación de los sitios prioritarios para la conservación considerados en este estudio en la región central de Sonora (Arriaga et al. 2000)

Para todas las áreas de interés, predominan los climas áridos y semiáridos, con cantidades de precipitación que oscilan entre los 200 y 800 mm anuales (Figura 2).

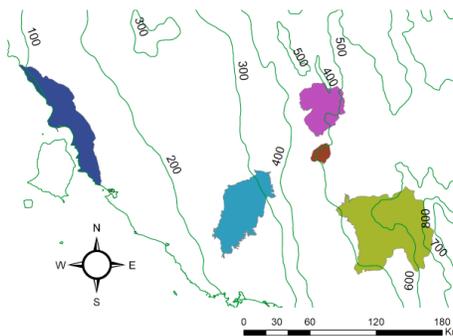


Figura 2: Isoyetas en los sitios prioritarios para la conservación considerados en este estudio (derivado de información disponible en INEGI: <http://www.inegi.org.mx/>)

El área muestra un gradiente de elevación desde el nivel del mar hasta poco más de 1000 metros sobre el nivel del mismo en la zona de San Javier-Tepoca; las características fisiográficas en todos los sitios son

principalmente sierra, lomeríos, valles y en algunos casos sitios con planicie. Los tipos de vegetación presentes en la zona son diversos donde predominan matorral sarcocaulé y matorral desértico microfilo para Sierra libre y Sierra Seris, selva baja espinosa y selva baja caducifolia para San Javier-Tepoca, matorral subtropical y bosque de encino para Sierra Mazatan y matorral subtropical para Cañada Mazocahui (Arriaga et al. 2000). Gran parte de estas regiones llevan a cabo ganadería extensiva y muchas veces la misma lleva como parte del manejo la implementación de pastizales inducidos tipo buffel.

## **Técnicas y métodos**

### ***Estequiometria Ecológica***

Dentro de dichas regiones prioritarias se realizaron colectas de hojas de 5 individuos de cada especie y de suelo cercano a cada especie. Hojas de las especies estudiadas fueron medidas su área, secadas y pesadas para determinación de su área foliar específica (AFE), al igual que otros atributos foliares. Las hojas y suelos fueron llevados a laboratorio, secados en estufa a 60 °C por 48 horas. Las muestras secas de hojas y suelo procesadas para determinación de C:N utilizando un Analizador Elemental (Perkin-Elmer, CHNS 2400). Dadas las diferencias en protocolos de análisis químicos, el número total de muestras analizadas fué de aprox. 1250, considerando las determinaciones en los individuos muestreados y analizados en las diversas áreas prioritarias (diferentes especies en al menos cinco sitios en cada una de las cinco áreas prioritarias con tres repeticiones. Las proporciones de C y N y sus relaciones estequiométricas fueron estimadas en las especies que en conjunto representaron el 80% de la cubierta vegetal dominante del sitio. Se muestrearon en cada sitio las concentraciones de ambos nutrientes en hojas de las especies dominantes y suelo de las mas representativas del sitio.

Con las proporciones de nutrientes obtenidas con el analizador elemental se establecieron las relaciones estequiométricas de las especies invasoras y nativas de diferentes formas de vida dominantes de la comunidad. Utilizando los datos de los mismos nutrientes en el suelo se obtuvieron valores de homeostásis (H) de las especies utilizando la relación establecida por Sterner y Esler (2002):

$$y = cx^{1/H}$$

donde: y = contenido de Nitrógeno (N) en las plantas (o concentración en la comunidad); x = N en el suelo (o para la comunidad), c = constante (Yu et al. 2010). Las relaciones se establecieron para C:N principalmente, dado que son las que mejor describen la homeostásis en plantas superiores (Yu et al. 2010)

Para cada tipo de vegetación muestreado, se determinaron los valores de dominancia e importancia de las especies, utilizando un método sin parcelas y la escala de Braun-Blanquet de dominancia-cobertura. Con los atributos obtenidos, y muestreos de riqueza y dominancia de especies, se determinaron los tipos funcionales dominantes.

Utilizando los datos de homeostásis de diferentes especies y los valores de dominancia-cobertura se determinó un valor de homeostásis de la comunidad (Hc). La homeostásis de la comunidad se utilizó para caracterizar diferentes puntos geográficos y fueron diferenciados mediante mapas temáticos (clasificaciones de cobertura de suelo) y se relacionó con parámetros obtenidos mediante técnicas de percepción remota (series de tiempo como proxies de productividad y fenología). Las comunidades caracterizadas se diferenciaron como extremos de un gradiente de aridez en áridas y semiáridas, correspondientes a las determinaciones climatológicas de las diferentes áreas prioritarias. En ambas condiciones de aridez, las comunidades fueron diferenciadas para su análisis en: natural (sin evidencia de presencia de *C. ciliare*), sabana de buffel establecida con 20 o más años de antigüedad, y sitios con vegetación nativa, sin muestras evidentes de perturbación. Cuando fué posible, se diferenciaron otros tipos de sitios con características de perturbación evidente como una categoría diferente.

### ***Percepción remota***

Clasificación de Uso de Suelo: La primera tarea con el uso de percepción remota, fué el identificar las áreas donde el zacate buffel se ha distribuido dentro de las áreas de estudio mediante imágenes de satélite del año 2011 y 2013 (imágenes de Landsat). Complementario a esto, también se identificaron áreas donde la especie se ha dispersado, tanto con modificaciones visibles como con solo algunos individuos aún, dentro de las comunidades vegetales, así como la presencia de praderas establecidas, perturbadas y/o de carácter secundario por algún tipo de disturbio (natural o causado por el hombre). Para lo anterior se utilizaron técnicas de clasificación de cobertura de suelo, con información proveniente de los satélites Landsat 4-5 y 8 (Landsat Data Continuity Mission), y se obtuvieron datos de campo para generar mapas temáticos de cobertura. Se utilizaron también las fotografías disponibles en Google Earth (3 a 4 m de resolución espacial aproximada) e INEGI (1 metro de resolución espacial aproximada). Estos insumos no forman parte de los productos a entregar sino solo fueron utilizados para la clasificación y con el fin de determinar sitios de entrenamiento para el algoritmo.

Específicamente se utilizó la aproximación de Árboles de Regresión y Clasificación (CART por sus siglas en inglés) en una clasificación supervisada (Breiman et al. 1984, De'ath and Fabricius 2000), ya que esta ha mostrado la capacidad de llevar a cabo análisis preciso de la distribución de coberturas de suelo en zonas similares a nuestros sitios de interés (Villarreal et al. 2012, Romo 2011). El camino metodológico para generar esta clasificación es brevemente descrito a continuación:

Se seleccionaron diversas fuentes de datos de percepción remota y auxiliares y se realizó una 1) Selección y pre-proceso (Chavez 1996) de imágenes Landsat para la derivación de variables de interés. Se tomaron en cuenta dos imágenes durante el año en que se llevó a cabo la clasificación, esto con el fin de incluir la respuesta fenológica de la vegetación y mejorar la precisión de la clasificación (Villarreal et al. 2012); se 2) Seleccionaron modelos de elevación digital y mapas vector necesarios para generar la clasificación, 3)

se realizó la colecta de datos de campo para “entrenar” la clasificación supervisada, y se 4) Seleccionaron las imágenes de alta resolución para complementar los sitios de entrenamiento tomados en campo.

Se realizó la derivación de variables para la clasificación: utilizando los modelos de elevación digital y las imágenes de satélite, y se llevó a cabo la derivación de productos para generar la clasificación supervisada. Productos tales como pendiente, aspecto, elevación, índices de vegetación, componentes principales de reflexión, y otras transformaciones espectrales, fueron usados para generar la clasificación. Se aplicaron algoritmos para la clasificación de cobertura de suelo, utilizando los diferentes insumos generados.

Análisis de exactitud: Utilizando los puntos colectados en campo, e imágenes de alta resolución se efectuó un análisis de exactitud, con el fin de determinar la calidad de la clasificación de cobertura de suelo (Congalton 1991, Foody 2002, Lu et al. 2004).

Cambio de uso de suelo: La segunda porción de la sección de percepción remota, consistió en hacer un análisis del cambio de cobertura vegetal post-clasificación (Singh 1989, Coppin et al. 2004), para determinar la velocidad con la que el buffel se ha esparcido dentro del área de estudio. Para esta sección fué necesario llevar a cabo al menos una segunda clasificación de uso de suelo, en años anteriores al de la clasificación generada en el punto previo. En la detección de cambio de uso de suelo, se utilizó la clasificación temática para el 2011 y en algunos sitios 2013 (punto anterior) y otra para el 2000.

Para llevar a cabo la clasificación del año 2000 fué necesario 1) seguir los pasos que se listan en la sección anterior y 2) obtener información de campo e imágenes aéreas de alta precisión para el año en cuestión, con el fin de realizar el entrenamiento de las variables de Landsat y modelos de elevación digital, que se generaron a partir de datos del 2000.

Para lograr lo anterior, se utilizaron dos imágenes por clasificación temática de uso de suelo y cuatro imágenes por análisis de cambio de uso del suelo en cada región prioritaria (al ser análisis post-clasificación, se hicieron dos clasificaciones de uso de suelo en diferentes años). Dado que algunas de las regiones se ubican dentro de la misma imagen se tomó el mismo conjunto de imágenes para esas clasificaciones de uso de suelo específicas. Las fechas utilizadas fueron las disponibles en los repositorios de Earth Explorer (USGS) y que tuvieron la calidad requerida para efectuar las clasificaciones. Como se mencionó antes, para lo anterior se tomó en cuenta la fenología de los tipos de cobertura, mediante el uso de una imagen previo a, y otra durante la época de crecimiento para cada clasificación temática. Fué necesario analizar la disponibilidad de imágenes durante la estación seca, previo a la época de crecimiento, así como las existentes entre Agosto y Octubre (durante la época de crecimiento), para dos años, comprendidos entre 2000 y 2002 (primer período de análisis de imágenes), y entre 2009 y 2012 (segundo período de análisis).

Dada la colaboración con el Remote Sensing Center de la Universidad de Arizona que participó en el estudio, las imágenes de Landsat fueron la mejor opción en cuanto a bases de datos disponibles. Se utilizó la corrección ya generada por la NASA para los productos MODIS. Para LANDSAT se utilizaron las versiones L1T de imágenes ya geo-rreferenciadas y orto-rrectificadas por el USGS. Se realizaron ambas correcciones para las imágenes LANDSAT utilizando LEDAPS desarrollado por NASA.

Medición de proxis de productividad: para esta tarea, se generó una comparación de la productividad entre las praderas establecidas de buffel, y las zonas de vegetación nativas, adyacentes a estas praderas. Para esto, se utilizó información de campo e información colectada por el Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS), con el fin de observar procesos a diferentes escalas, para los dos tipos de comunidades a estudiar (Sjöström et al. 2013). Esto con el fin de comparar las lecturas obtenidas vía satélite de estimaciones de productividad. Como parte de este estudio se comparó la productividad primaria en praderas de buffel, contra la productividad primaria en sitios nativos en nuestras áreas de estudio. Para la estimación de proxis de productividad de manera especial, se utilizaron los “composite” de 16 días de NDVI, con el cual se generaron integraciones de NDVI durante la época de crecimiento.

Las características del insumo (NDVI) son: 250 m de resolución espacial, 16 días de resolución temporal con resolución espectral derivada de la combinación de las bandas de rojo e infrarrojo, y resolución radiométrica de 12 bits. Para una serie de tiempo se obtuvieron 23 composites de NDVI por año (del 2000 al 2012).

La Figura 3 muestra un ejemplo de resultados de estudios comparando NDVI en ranchos cercanos a las áreas de estudio. En la figura se muestran evidencias de una disminución en la productividad calculada, en los sitios con mayor abundancia de buffel. Las diferencias, complementadas con datos estequiométricos y ambientales permitieron una mejor interpretación de los cambios en la cubierta vegetal por invasoras y su potencial de invasibilidad.

Medición de fenología: Actualmente existe un conocimiento limitado acerca de cómo responden la vegetación natural y las praderas de buffel a las condiciones ambientales en zonas tan extremas como lo es el Desierto Sonorense. Mediante el conocimiento y estudio de las fenofases en la vegetación, fué posible determinar cómo se lleva a cabo la interacción entre los diversos tipos de vegetación y los factores ambientales que afectan fases como la aparición, duración, y decaimiento de los procesos biológicos en los seres vivos (Schwartz 2004). Por ende, el estudio de los estadios biológicos en buffel y en vegetación nativa, permitieron incrementar nuestro conocimiento y predecir la reacción de los tipos de cubierta vegetal a eventos extremos, a cambios paulatinos en las condiciones climáticas locales y a los efectos del cambio climático a nivel regional. Para derivar la fenología se los tipos de vegetación:

Se utilizó la señal del Normalized Difference Vegetation index (NDVI) derivada del satélite MODIS.

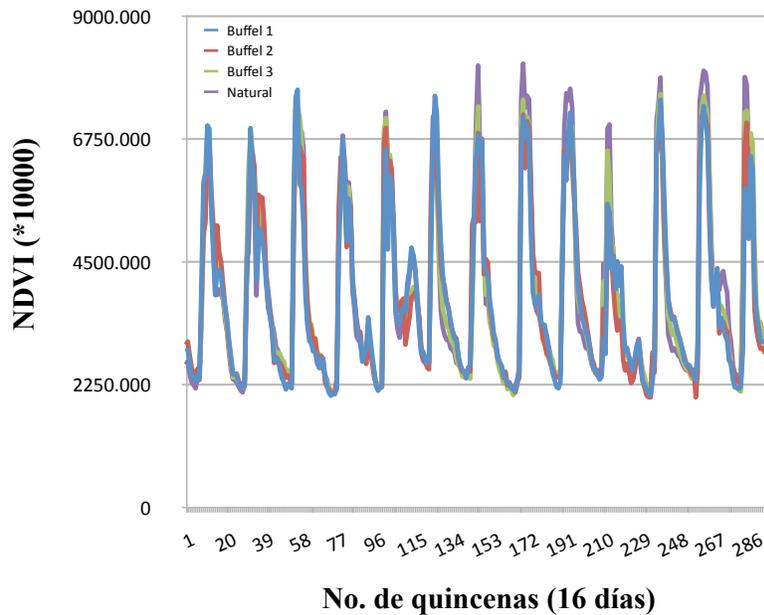


Figura 3: Serie de tiempo de MODIS-NDIV para los compuestos de 16 días en tres praderas de buffel implementadas, contra un sitio natural adyacente a estas praderas.

Se delimitaron las zonas de estudio mediante muestreos de campo y usando los mapas temáticos generados previamente.

Se utilizaron algoritmos para “suavizar” la respuesta espectral y dilucidar el comienzo y final de fenofases de interés.

Se derivó información climática extraída de estaciones climáticas situadas en campo por Comisión Nacional del Agua, Fundación PRODUCE y particulares.

Se relacionó la aparición de fenofases con eventos climáticos.

Se utilizaron técnicas multivariadas y de componentes principales para correlacionar las variables obtenidas mediante las métricas de percepción remota con los obtenidos mediante la estequiometría de las comunidades con diversos grados de invasibilidad.

Las correlaciones significativas fueron utilizadas para la generación de modelos y herramientas de medición de invasibilidad en las áreas prioritarias estudiadas (Figura 4). Con los modelos de invasibilidad se desarrollaron las propuestas de manejo de las especies exóticas invasoras considerando sus características estequiométricas y homeostáticas determinantes de sus interacciones ecológicas.

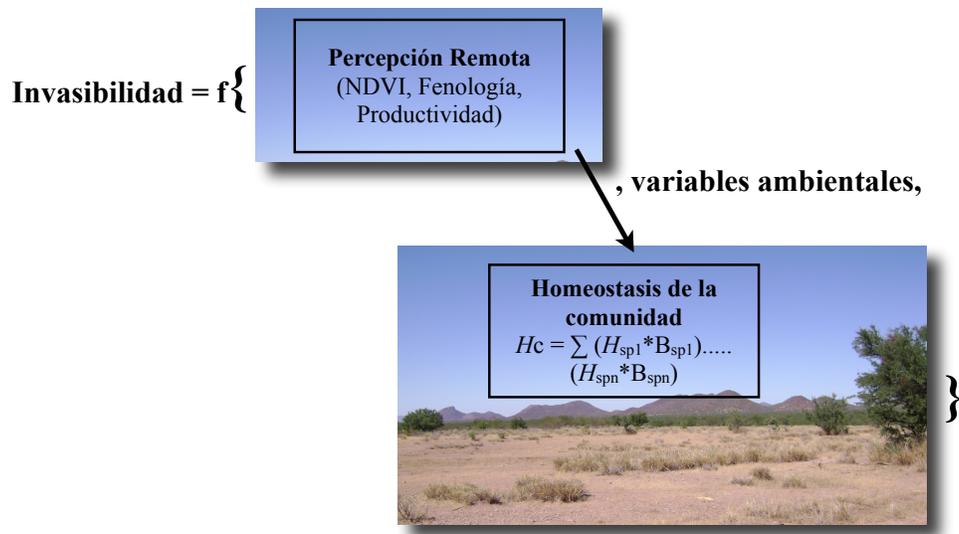


Figura 4. Modelo conceptual de invasibilidad como función de variables de percepción remota y estequiometría ecológica.

## Resultados

### *Clasificación de uso del suelo y análisis de series de tiempo y fenología*

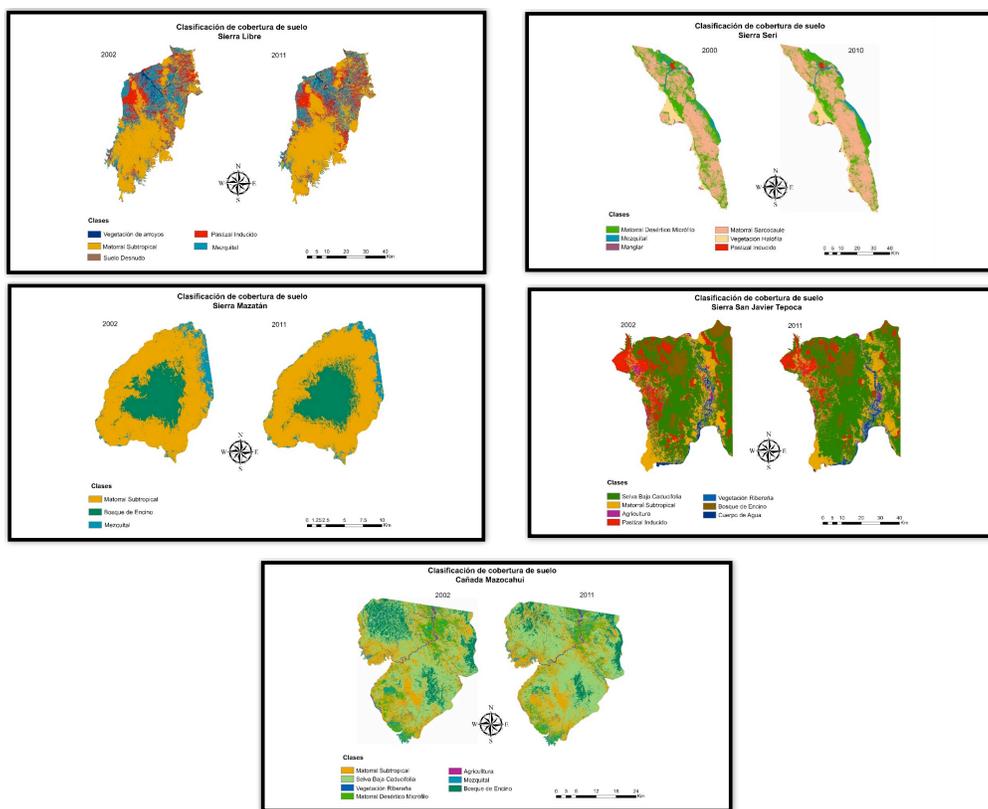
#### *Cambio de uso de suelo*

Se obtuvieron los resultados concernientes a la clasificación de usos de suelo de las áreas prioritarias para la conservación, que se enlistan en el presente proyecto (Sierra Libre, Cañada de Mazocahui, Sierras Mazatán, San Javier Tepoca y Sierra del Seri). Mediante el uso de clasificación supervisada, y utilizando como algoritmo clasificador los modelos de regresión y decisión (CART por sus siglas en inglés) (Breiman et al 1984, Tso y Mather 2009), se pudo concretar la producción de mapas temáticos de distribución espacial de tipos de vegetación (esquema de clasificación proporcionado en la sección de metodología), siempre con una precisión mayor al 75 % (de coeficiente Kappa) (Congalton 1991), para las cinco sierras comprendidas en este estudio (Figura 1). En la tabla se listan las fechas de las clasificaciones de uso de suelo producidas (Tabla 1).

<b>Área de Estudio</b>	<b>Año de 1er clasificación</b>	<b>Año de 2da clasificación</b>
Sierra Libre	2002	2011
Sierras del Seri	2000	2011
Cañada de Mazocahui	2002	2011
San Javier Tepoca	2002	2011
Sierra Mazatán	2002	2011

**Tabla 1. Años utilizados para las clasificaciones de uso del suelo para las regiones prioritarias bajo estudio.**

Utilizando los mapas temáticos generados, nos fue posible observar y cuantificar cambios en las zonas por tipos de cobertura (Tabla 2), al analizar el área total comprendida por cada tipo de vegetación en cada una de las áreas de estudio, durante los dos años evaluados (Tabla 3). También, fue posible evaluar la tendencia-trayectoria de los cambios entre los diferentes tipos de vegetación (Tabla 4), utilizando un análisis de cambio de cobertura post-clasificación (Romo et al. 2014).



**Figura 1.** Se muestran las clasificaciones generadas a) Sierra Libre, b) Sierra Seri, c) Sierra Mazatán, d) San Javier-Tepoca y f) Cañada Mazocahui.

Utilizando los mapas temáticos derivados en esta etapa, evaluamos el cambio de cobertura, con el fin de observar la expansión o reducción de la distribución espacial de especies no nativas (específicamente *C. Ciliaris*), en las áreas prioritarias para la conservación de tal manera que podemos concluir que para:

- **Sierra Libre:** el pastizal inducido se ha mantenido constante en cuanto a su extensión entre 2002 y 2001 (alrededor de 30 mil Ha). Y los principales tipos de cobertura entre los cuales existe intercambio o reemplazo para pastizales son el mezquital y el matorral subtropical (Tabla 4). Lo anterior es de esperarse, pues estos son los tipos de vegetación donde la implementación de las praderas de buffel se ha llevado a cabo en esta área prioritaria.

ID	CLASE	CLAVE	DESCRIPCIÓN
1	Vegetación de arroyos	VA	Se identifican elementos arbustivos acompañados en ocasiones por elementos subarbóreos. Sus comunidades se desarrollan en los márgenes de los arroyos, siempre bajo ciertas condiciones de humedad aunque no de manera constante, normalmente predominan las especies de <i>Prosopis</i> sp.
2	Matorral Subtropical	SB	Formada por arbustos o árboles bajos, inermes o espinosos que se desarrolla en una amplia zona de transición ecológica entre la Selva Baja Caducifolia y los bosques templados (de Encino) y matorrales de zonas áridas y semiáridas. Se pueden encontrar especies como <i>Bursera</i> spp. e <i>Ipomoea</i> spp.
3	Suelo desnudo	SD	Extensión de terreno en la cual no se encuentra vegetación aparente. Se ubica principalmente en las zonas mineras y algunos caminos rurales.
4	Pastizal Inducido	PA	Se desarrolla de preferencia en suelos medianamente profundos de mesetas, laderas poco inclinadas. Caracterizado principalmente por la especie <i>Cenchrus ciliare</i> L.
5	Mezquital	MZ	Vegetación arbórea formada principalmente por mezquites ( <i>Prosopis</i> ), en zonas semiáridas, sobre suelos planos y profundos.
6	Matorral Desértico Micrófilo	MD	Formado por arbustos de hoja o foliolo pequeño. Se desarrolla principalmente sobre terrenos aluviales más o menos bien drenados y puede estar formado por asociaciones de especies sin espinas, con espinas o mezclados; asimismo pueden estar en su composición otras formas de vida, como cactáceas, izotes o gramíneas.
7	Vegetación Halófila	VH	Incluye formas herbáceas, arbustivas y arbóreas, se caracterizan por desarrollarse sobre suelos con alto contenido de sales, en partes bajas de cuencas cerradas de las zonas áridas y semiáridas, cerca de lagunas costeras, área de marismas, etc.
8	Manglar	MG	Dominada principalmente por un grupo de especies arbóreas cuya altura es de 3 a 5 m, pudiendo alcanzar hasta los 30 m. Incluye las especies mangle rojo ( <i>Rhizophora mangle</i> ), mangle salado ( <i>Avicennia germinans</i> ), mangle blanco ( <i>Laguncularia racemosa</i> ) y mangle botoncillo ( <i>Conocarpus erectus</i> )
9	Agricultura	AG	Son áreas de producción de cultivos que son obtenidos para su utilización por el ser humano ya sea como alimentos, forrajes, ornamental o industrial.
10	Matorral Sarcocaula	MS	Vegetación dominada por arbustos carnosos, frecuentemente retorcidos y algunos con corteza papirácea, algunos pueden medir más de 10 metros. Con especies como <i>Cercidium microphyllum</i> , <i>Opuntia</i> spp. <i>Carnegiea gigantea</i> entre otras.
11	Selva Baja Caducifolia	SC	Individuos con altura de 4 a 10 m puede llegar hasta 15 m. el estrato herbáceo es reducido y se puede observar cuando empieza la época de lluvia. Las formas de vida suculentas son frecuentes, especialmente en los géneros <i>Agave</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Stenocereus</i> y <i>Cephalocereus</i> .
12	Vegetación Ribereña	VR	Se identifican elementos arbustivos acompañados en ocasiones por elementos subarbóreos. Sus comunidades se desarrollan en los márgenes de los ríos y arroyos, siempre bajo condiciones de humedad. Está integrada por muy diversas especies como <i>Populus fremontii</i> y <i>Salix</i> spp y no es raro la abundancia de <i>Prosopis</i> sp.
13	Bosque de Encino	BE	Bosques formados por especies del género <i>Quercus</i> (encinos), distribuidos ampliamente. se encuentran como una transición entre los bosques de coníferas y las selvas, pueden alcanzar desde los 4 hasta los 30 m de altura más o menos abiertos o muy densos; se desarrollan en muy diversas condiciones ecológicas desde casi el nivel del mar hasta los 3 000 m de altitud, salvo en las condiciones más áridas. Las especies más comunes de estas comunidades son encino laurelillo ( <i>Quercus laurina</i> ), encino nopis ( <i>Q. magnoliifolia</i> ), encino blanco ( <i>Q. candicans</i> ), roble ( <i>Q. crassifolia</i> ), encino quebracho.
14	Cuerpo de Agua	CA	Cobertura de suelo que cuenta con presencia de agua en la mayor parte del año. Debe localizarse en una extensión de más de 30 m de longitud.

**Tabla 2. Muestra el esquema de clasificación utilizado para las áreas de estudio.**

	Tipo de Vegetación	2002(Has)	2011(Has)
SIERRA LIBRE	Vegetación asociada a arroyos	8,328.42	5,939.28
	Matorral Subtropical	104,716.98	114,526.44
	Suelo Desnudo	2,785.86	3,594.96
	Pastizal Inducido	31,644.27	30,726.18
	Mezquital	49,074.93	41,751.63
CAÑADA MAZOCAHUI	Matorral Subtropical	30,542.04	29,170.98
	Selva Baja Caducifolia	45,867.60	51,696.36
	Vegetación Ribereña	1,269.09	1,206.81
	Matorral Desértico Micrófilo	10,346.40	9,131.58
	Agricultura	773.55	397.17
	Mezquital	4,478.31	5,586.48
	Bosque de Encino	13,584.33	11,138.67
SIERRA MAZATÁN	Matorral Subtropical	13,165.83	13,357.26
	Bosque de Encino	4,684.77	4,643.19
	Mezquital	1,311.48	1,162.26
SIERRA SAN JAVIER TEPOCA	Selva Baja Caducifolia	157,975.56	188,359.83
	Matorral Subtropical	60,056.01	60,284.70
	Agricultura	5,496.57	2,402.10
	Pastizal Inducido	47,794.05	29,671.47
	Vegetación Ribereña	6,027.39	8,685.81
	Bosque de Encino	31,021.20	19,646.82
	Cuerpo de Agua	4,869.99	4,184.28
SIERRA SERI	Tipo de Vegetación	2000(Has)	2010(Has)
	Matorral Desértico Micrófilo	59,839.92	51,231.60
	Mezquital	8,757.54	7,174.62
	Manglar	1,404.09	1,286.01
	Matorral Sarcocaula	9,440.46	10,426.05
	Vegetación Halófila	15,511.05	16,317.27
	Pastizal Inducido	1,875.24	1,521.99

**Tabla 3. Muestra los tipos de cobertura registrados en cada área prioritaria, y la extensión ocupada por cada uno estos en los mapas temáticos de 2002 (2000 para Sierra Seri) y 2011 (2010 para Sierra Seri).**

- Cañada Mazocahui: no nos fue posible encontrar extensiones significativas de zacate buffel, y nuestra clasificación temática no lo muestra como un tipo de cobertura significativa en la zona. Cabe destacar que el presente análisis no sugiere la falta de presencia de la especie en la zona, simplemente no nos fue posible identificar grandes extensiones donde esta se distribuya.
- Sierra Seri: el pastizal inducido se encuentra distribuido en una porción reducida en la zona y muestra un decremento en cuanto a su extensión entre 2002 y 2010 (1,875 a 1,521 Ha). Los principales tipos de cobertura hacia los cuales cambia este tipo de vegetación son los matorrales desérticos y sarcocaulales, así como los mezquicales (tabla 4). La extensión de pastizales inducidos en la zona es muy baja, y tanto nuestro estudio (tabla 3-4) como nuestra experiencia de campo, sugieren una reducción en estas áreas entre principios del 2000 y años más recientes (2010).

- Sierra Mazatán: al igual que en la Sierra Mazocahui, no nos fue posible encontrar extensiones significativas de zacate buffel. Esta área en particular está dominada por matorral subtropical y por comunidades de encinos en las partes más altas.
- Sierra San Javier Tepoca: el pastizal inducido en esta zona se encuentra ampliamente distribuido, sin embargo, se percibe un marcado decremento de este tipo de cobertura entre 2002 y 2011 (de 47,794 a 29,671.47 ha). Los principales tipos de cobertura hacia los cuales cambia este tipo de vegetación son la selva baja caducifolia y el matorral subtropical (tabla 4). Grandes extensiones de terreno en esta área han sido utilizados como agostaderos, donde se utiliza zacate buffel como pastura, sin embargo, es aparente que en años recientes las “pasturas de buffel” han sufrido cambios, y ahora se asemejan más a otros tipos de cobertura vegetal presentes en el área.

Es importante mencionar que los cambios de uso de suelo percibidos en este estudio, son a menudo reflejo de las actividades humanas sobre el terreno, sin embargo existen factores ambientales asociados a la precipitación, temperatura y orografía que pueden ser tomados en cuenta como variable explicativa para estos cambios.

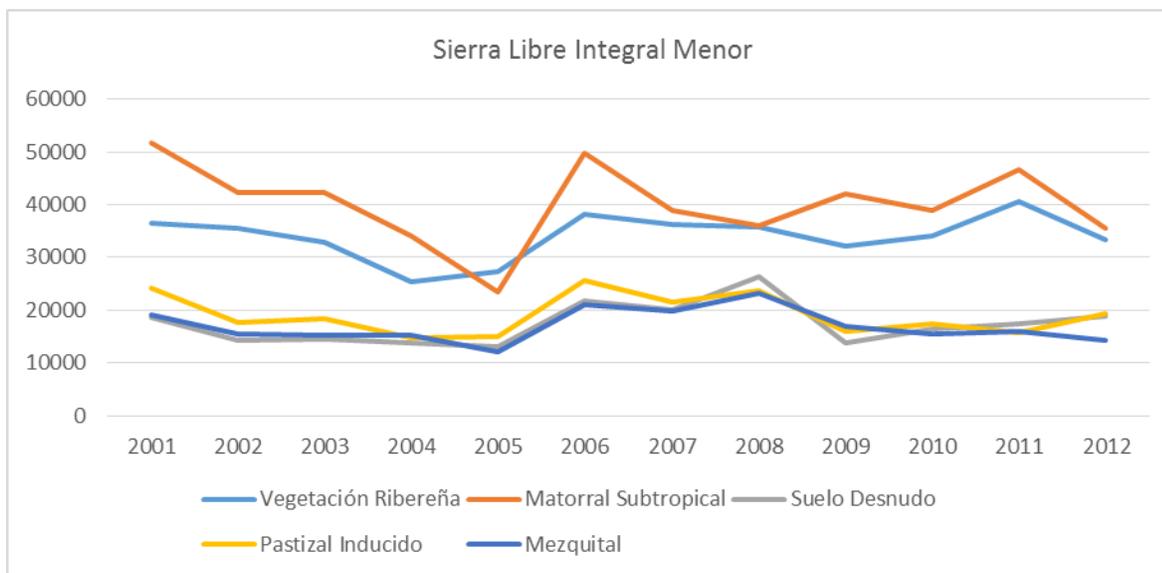
Tipo de Vegetación			
	2002	2011	Has
Sierra Libre	Vegetación de arroyos	Pastizal Inducido	675.18
	Matorral Subtropical	Pastizal Inducido	2,853.45
	Suelo Desnudo	Pastizal Inducido	993.42
	Mezquitil	Pastizal Inducido	12,388.32
	Pastizal Inducido	Vegetación de arroyos	210.15
	Pastizal Inducido	Matorral Subtropical	7,491.78
	Pastizal Inducido	Suelo Desnudo	895.59
	Pastizal Inducido	Pastizal Inducido	13,815.09
Sierra San Javier Tepoca	Pastizal Inducido	Mezquitil	9,231.66
	Selva Baja Caducifolia	Pastizal Inducido	4,610.16
	Matorral Subtropical	Pastizal Inducido	2,422.62
	Agricultura	Pastizal Inducido	1,501.29
	Vegetación Ribereña	Pastizal Inducido	27.45
	Bosque de Encino	Pastizal Inducido	123.93
	Cuerpo de agua	Pastizal Inducido	1.8
	Pastizal Inducido	Selva Baja Caducifolia	16,994.52
	Pastizal Inducido	Matorral Subtropical	9,411.03
	Pastizal Inducido	Agricultura	183.06
	Pastizal Inducido	Pastizal Inducido	20,983.95
	Pastizal Inducido	Vegetación Ribereña	0.27
Pastizal Inducido	Bosque de Encino	219.24	
Pastizal Inducido	Cuerpo de agua	1.71	
Sierra Seri	2000	2010	Has
	Matorral Desértico	Pastizal Inducido	443.16
	Mezquitil	Pastizal Inducido	48.15
	Manglar	Pastizal Inducido	0
	Matorral Sarcocaula	Pastizal Inducido	157.59
	Pastizal Inducido	Matorral Desértico	529.11
	Pastizal Inducido	Mezquitil	279.45
	Pastizal Inducido	Manglar	0
	Pastizal Inducido	Matorral Sarcocaula	193.32
	Pastizal Inducido	Vegetación Halófila	0.27
Pastizal Inducido	Pastizal Inducido	873.09	

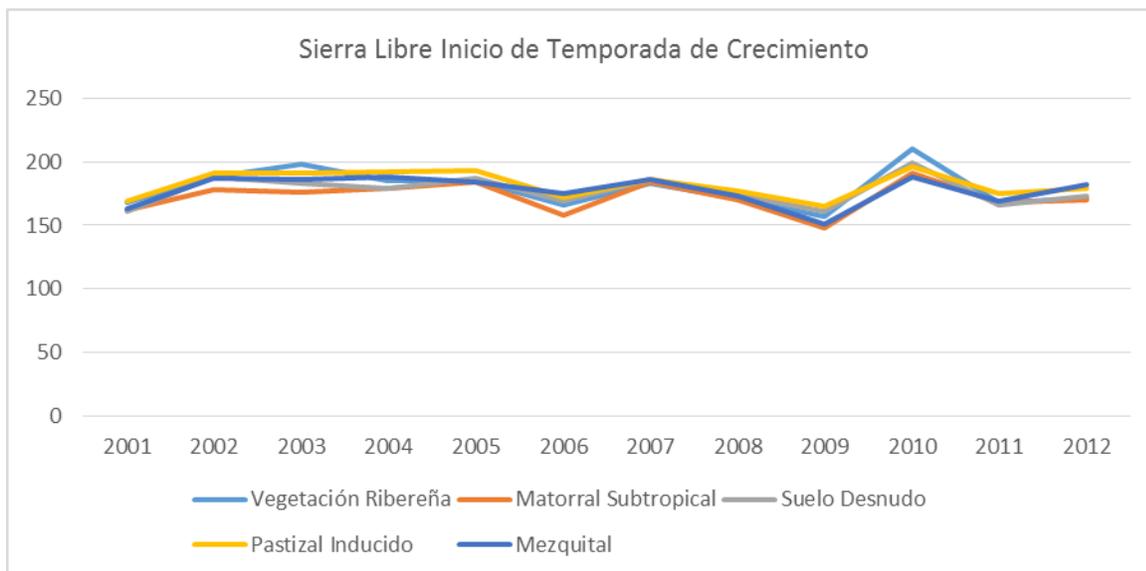
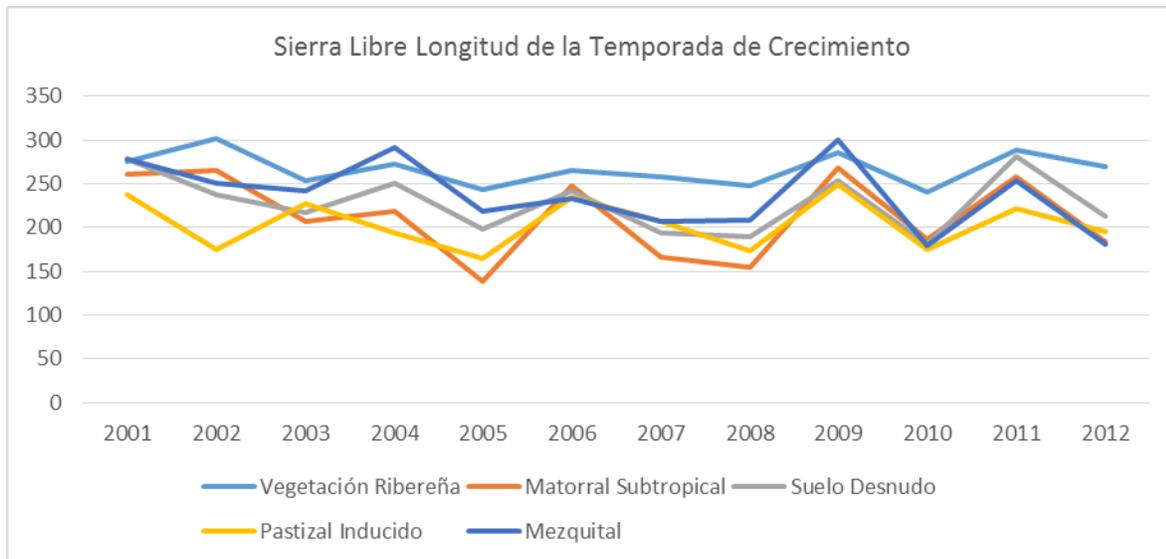
**Tabla 4. Muestra la transición (en hectáreas) entre 2002 y 2011 (2000 a 2010 para Sierra Seri) de otro tipo de vegetación Pastizal Inducido y vice versa en las áreas prioritarias donde se encontró dicho tipo de vegetación.**

*Fenología derivada de series de tiempo*

Durante este tiempo se obtuvieron las series de tiempo de los compuestos (de 16 días y 250 m de resolución espacial) de NDVI del sensor MODIS, para los años de 2000 a 2012 (los años comprendidos por las clasificaciones de uso de suelo), para las cinco áreas comprendidas en el estudio. Utilizando estas series de tiempo, se derivaron mediciones fenológicas asociadas a la productividad (integraciones de NDVI durante la temporada de crecimiento) y a la duración y aparición de fenofases en la vegetación de nuestras áreas de estudio (específicamente duración y comienzo de la temporada de crecimiento). En la actualidad, ya se derivaron las métricas de fenología para Sierra Libre, Sierra del Seri, San Javier Tepoca, Cañada de Mazocahui y Sierra Mazatan.

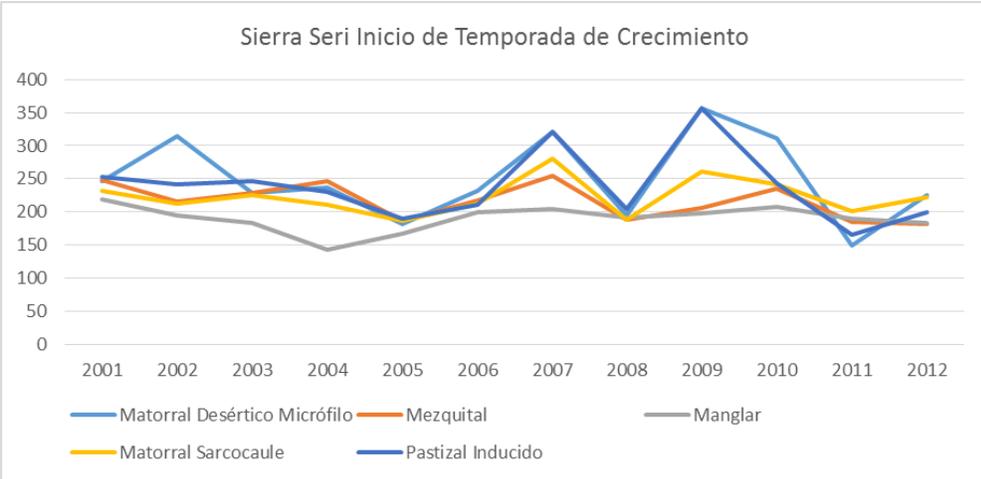
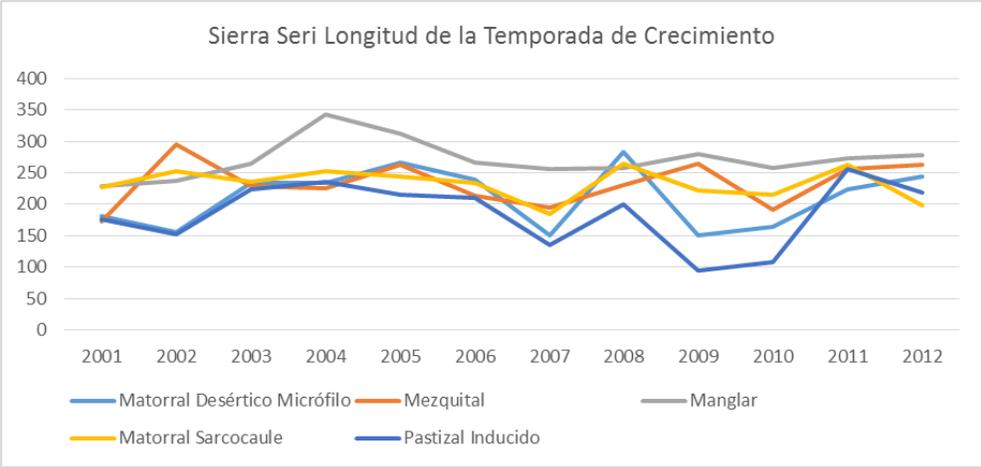
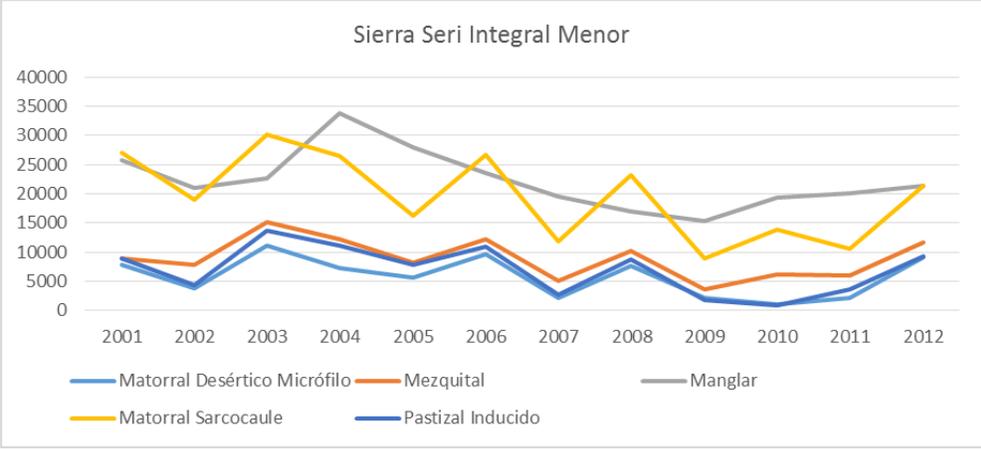
Para cada uno de los tipos de vegetación presentes se calculó la tendencia fenológica (para un proxy de productividad durante la época de crecimiento, el inicio de la época de crecimiento y la duración de la misma), a partir del año 2001 y hasta el 2011 (figura 2-6). Lo anterior debido a que 1) se pretende observar las tendencias dentro del tiempo cuando se realizaron los mapas temáticos de clasificación y 2) los tiempos de operación del sensor MODIS a bordo del satélite TERRA.





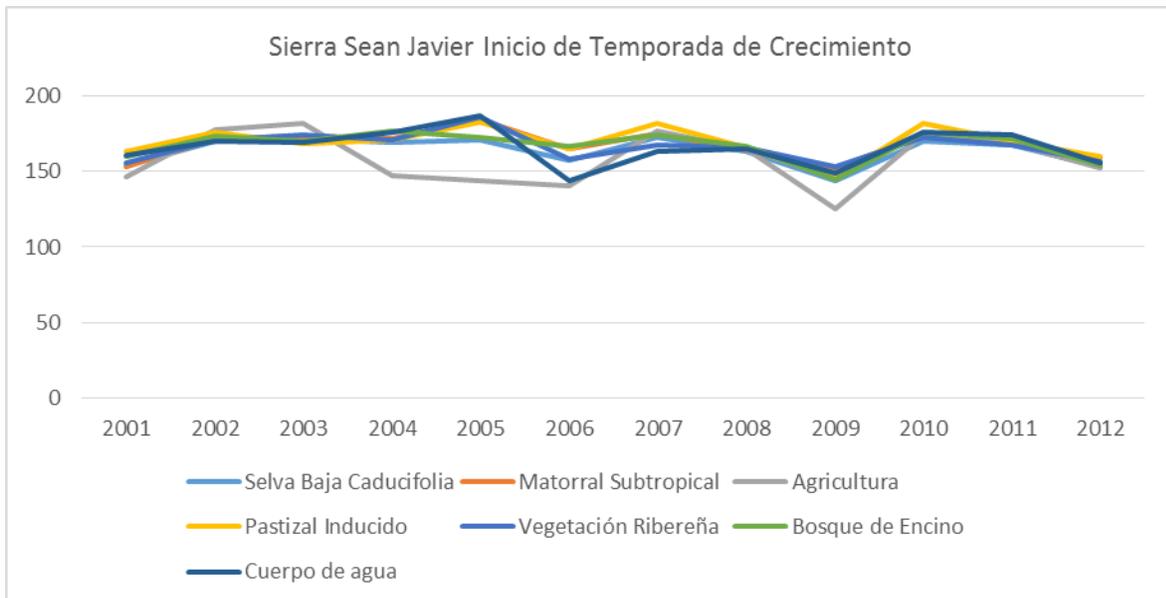
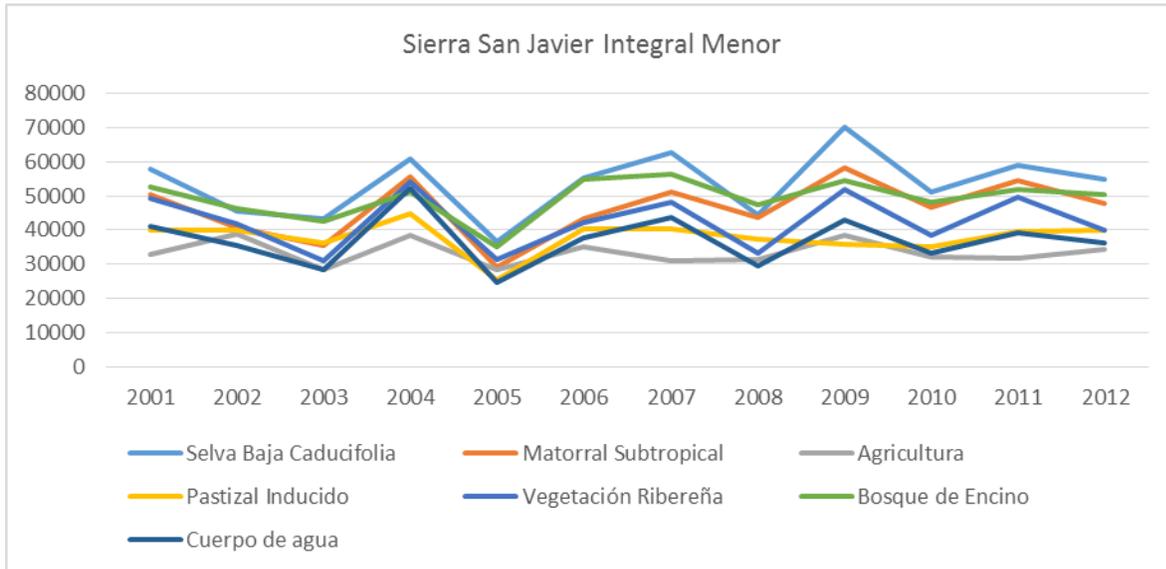
**Figura 2. Muestra las diferentes fenofases de análisis, para los diferentes tipos de vegetación en la Sierra Libre.**

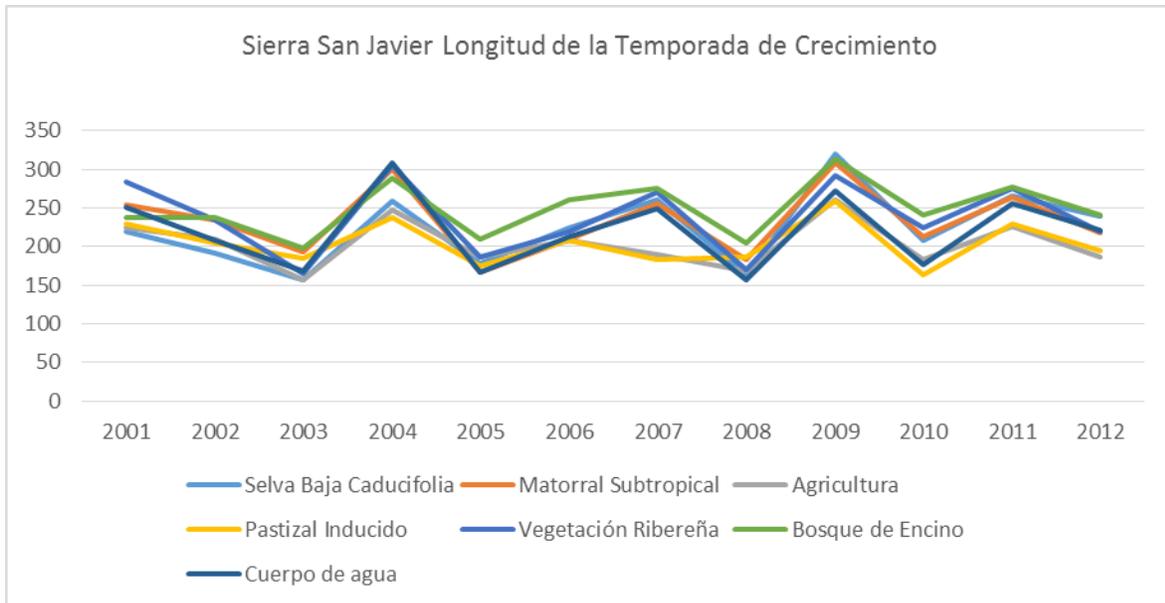
El matorral subtropical y la vegetación ribereña se presentan como los tipos de cobertura con valores mayores en cuanto a nuestro proxy de productividad. De igual manera, la vegetación ribereña, presente las temporadas de crecimiento más prolongadas. Finalmente, cabe mencionar que el comienzo de la temporada de crecimiento es similar para la mayoría de los tipos de cobertura.



**Figura 3. Muestra las diferentes fenofases de análisis, para los diferentes tipos de vegetación en la Sierra Seri.**

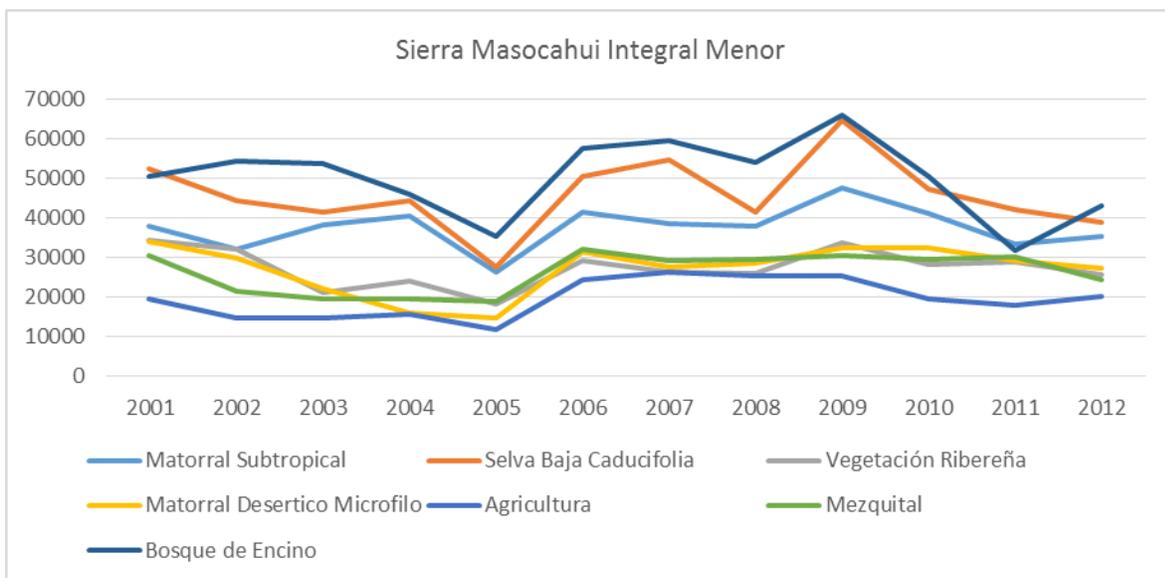
Para el caso de la Sierra Seri, el manglar y el matorral sarcocaulé presentan los valores más altos para los proxis de productividad. En esta sierra, el manglar presenta la temporada de crecimiento más larga, en la mayoría de los años analizados. El inicio de la temporada de crecimiento es similar para todos los tipos de cobertura, sin embargo, el pastizal inducido y el matorral desértico microfilo parecen comenzar más tarde en (en el año) algunos de los años analizados.

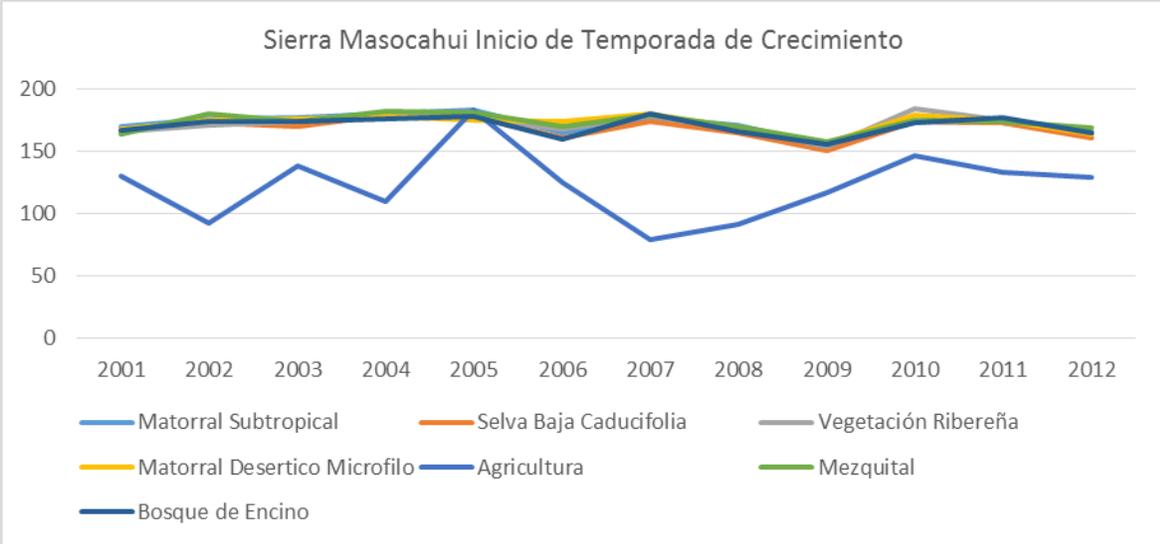
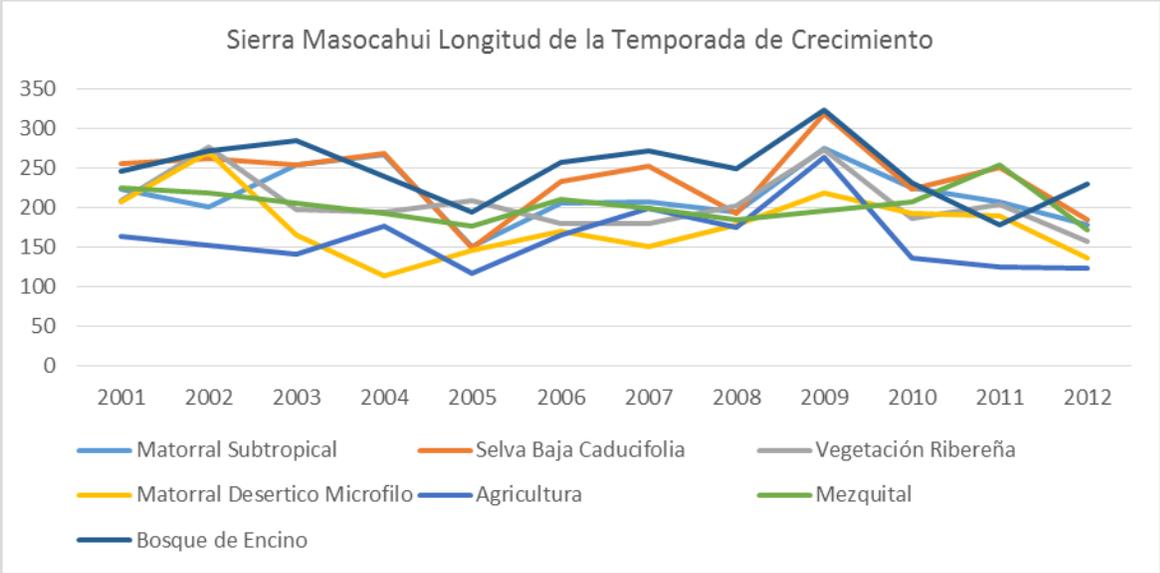




**Figura 4. Muestra las diferentes fenofases de análisis, para los diferentes tipos de vegetación en la Sierra San Javier Tepoca.**

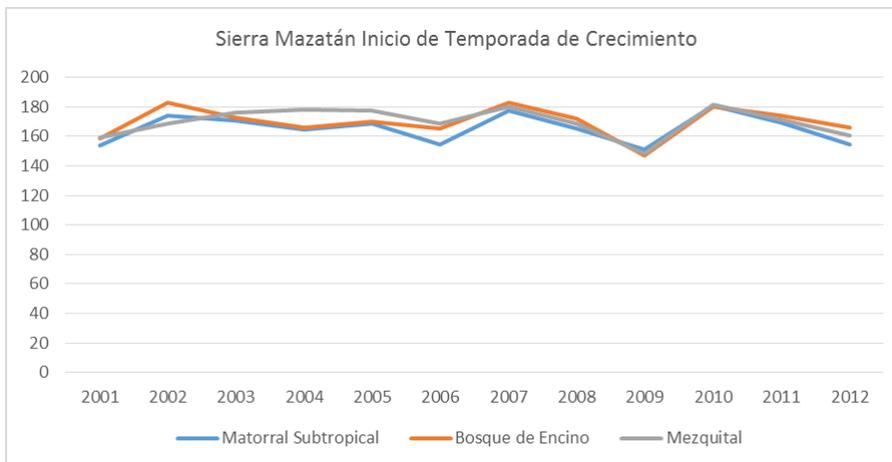
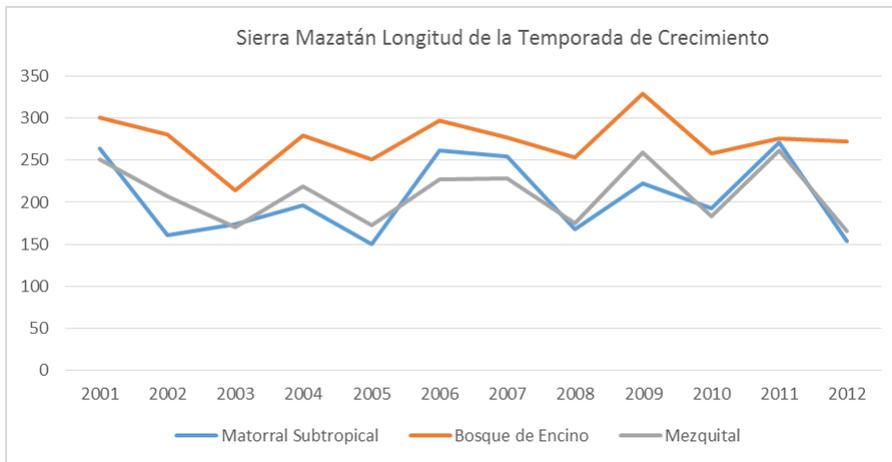
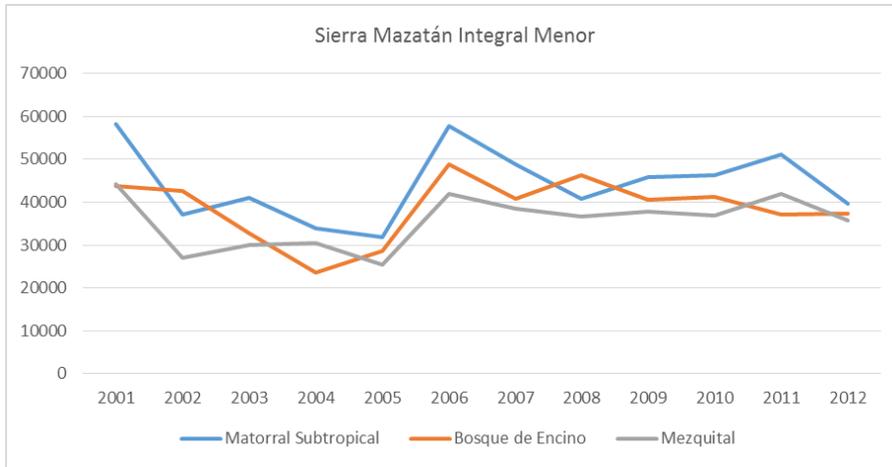
Para San Javier-Tepoca, encontramos que los dos tipos de vegetación que presentan mayor actividad fotosintética en la temporada de crecimiento son la selva baja caducifolia, seguida de cerca por el bosque de encino. El comienzo y la duración de la temporada de crecimiento presentan múltiples fluctuaciones por clase, probablemente derivado de las condiciones meteorológicas específicas por año.





**Figura 5. Muestra las diferentes fenofases de análisis, para los diferentes tipos de vegetación en la Sierra Mazocahui.**

Para cañada de Mazocahui encontramos que las clases con mayor productividad (de acuerdo a nuestro proxi) son el bosque de encino, y la selva baja caducifolia. De la misma manera, el bosque de encino, parece tener la temporada de crecimiento más larga de entre las coberturas analizadas. En cuanto al comienzo de la temporada de crecimiento, los tipos de vegetación no presentan mayor diferenciación, con excepción de la agricultura en la zona.



**Figura 6. Muestra las diferentes fenofases de análisis, para los diferentes tipos de vegetación en la Sierra Mazatán.**

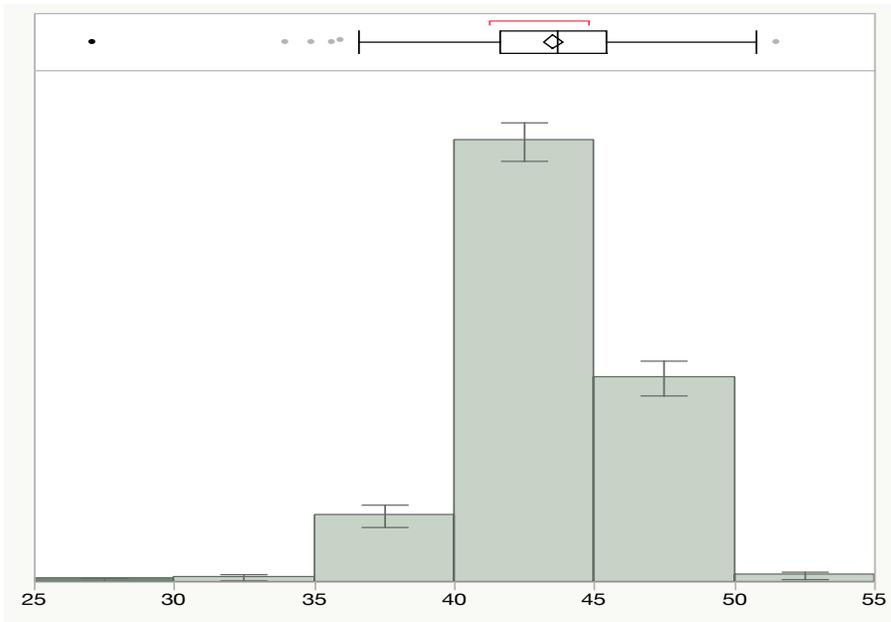
En la Sierra Mazatán, el tipo de cobertura que presenta mayor productividad (de acuerdo a nuestro proximo) es el matorral subtropical. Sin embargo, el tipo de cobertura que presenta la temporada de crecimiento más larga, es el bosque de encino. En cuanto al comienzo de la temporada de crecimiento, no hay una diferenciación marcada entre las tres clases.

### ***Proporciones estequiométricas de C:N en especies invasoras y nativas***

#### *Individuos*

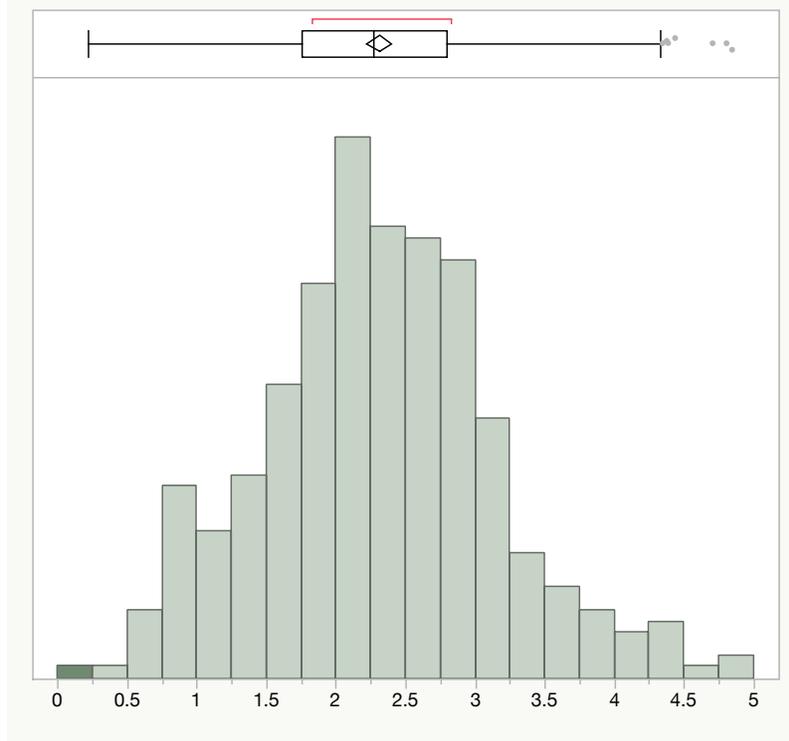
El estudio permitió la caracterización de casi trescientos individuos en aproximadamente 36 - 40 especies. Tanto muestras de hojas como de sustrato fueron obtenidas para las especies dominantes y muestras del suelo del sitio se utilizaron para la caracterización de la homeostasis en individuos que no eran los de mayor dominancia en el sitio.

El porcentaje de carbono (C) en hojas varió de 25 a 55 % (g C \* 100 g hojas) para los individuos muestreados con una media de 43.5 % ( $\pm 3.1$  s.d.). En esta muestra se eliminó un valor extremo encontrado en un individuo de Buffel (*C. ciliaris*) de aproximadamente 70% (Figura 7). Es interesante que el porcentaje de C en hojas se mantuvo relativamente constreñido. En cambio, el porcentaje de nitrógeno (N) en hojas mostró una distribución normal con rangos de 0 a 5 % (g N \* 100 g hojas). El promedio de N en hojas fué de 2.31 ( $\pm 0.84$  s.d.), lo que significa una mayor desviación estandar y variabilidad en su concentración (Figura 8).



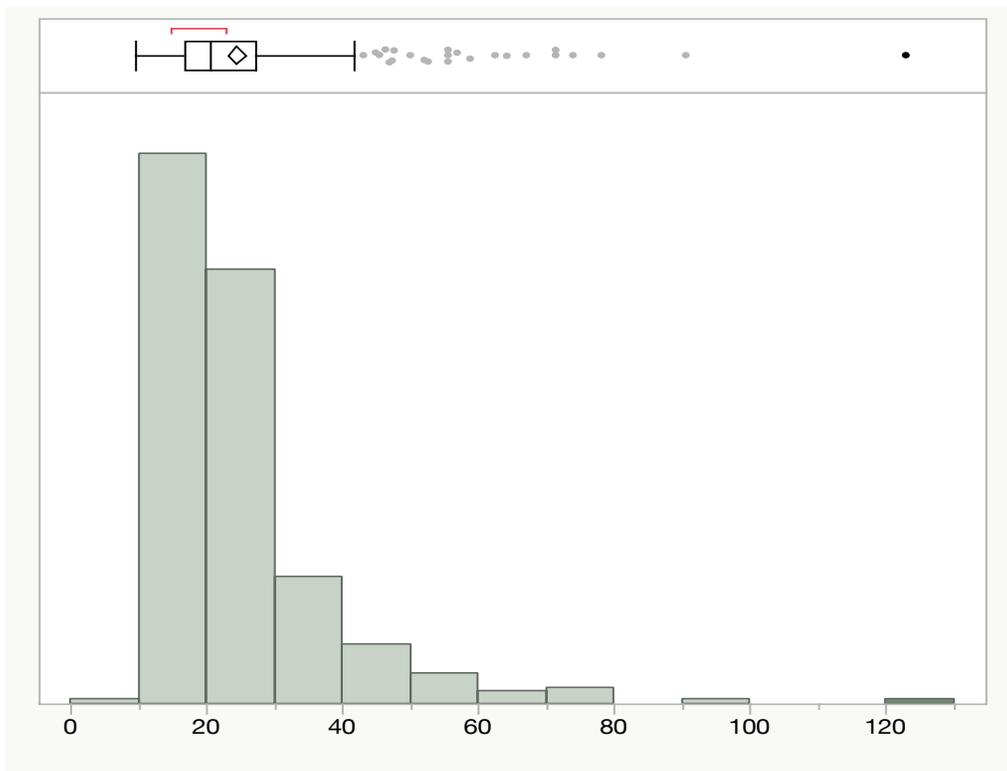
**Figura 7. Estequiometría de carbono en hojas de individuos muestreados.**

Algunos autores han utilizado el coeficiente de variación (C.V. = desviación estandar / media) como indicador de la estabilidad de una variable. El CV para C y N resultó con valores de 0.07 y 0.36 respectivamente. Igualmente, se ha utilizado el inverso del CV (1/CV) para establecer aquél proceso (en nuestro caso, recurso) que tiene una menor dispersión cuando sus valores son mayores (13.98 y 2.75 para C y N foliares respectivamente).

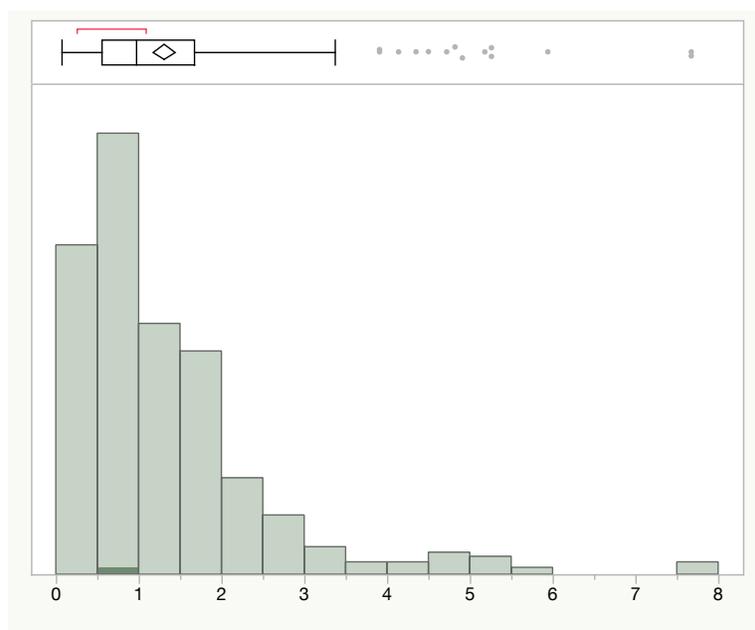


**Figura 8. Estequiometría de nitrógeno en hojas de individuos muestreados**

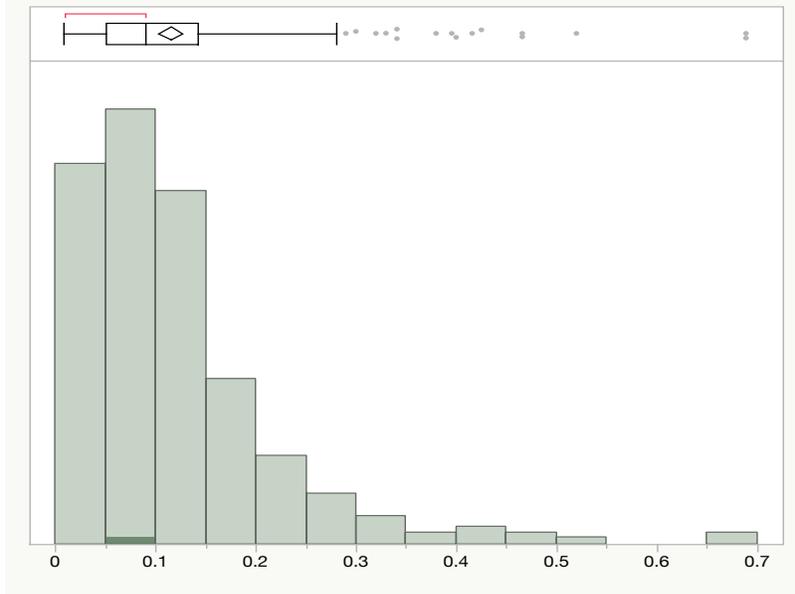
A diferencia de la composición elemental en lo individual, el cociente C:N mostró una distribución fuertemente sesgada con rangos que variaron de 0 a 120 y promedios de 24.3 (Figura 9). Sin embargo el CV fué mayor al 50 % (0.53) y su inverso aún menor (1.83).



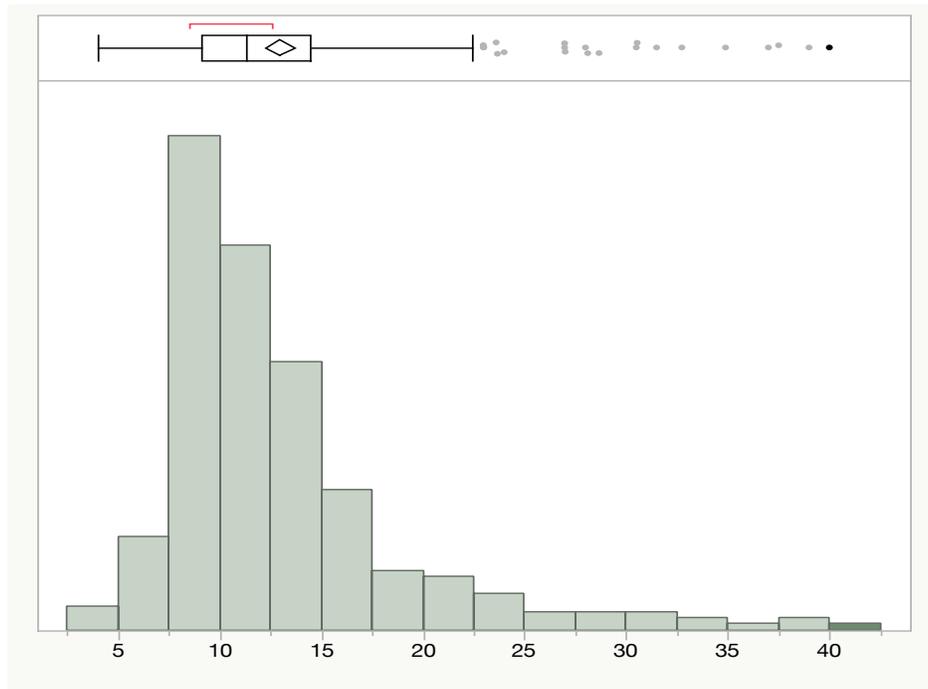
**Figura 9. Estequiometría de cociente C:N en hojas de individuos muestreados**



**Figura 10. Estequiometría de carbono en suelo de individuos muestreados**



**Figura 11. Estequiometría de nitrógeno en suelo de individuos muestreados**



**Figura 10. Estequiometría de C:N en suelo de individuos muestreados**

La distribución de nutrientes en el suelo, a diferencia de los de las hojas, mostraron distribuciones sesgadas. El contenido promedio de C en el suelo fue de 1.2 % (g C / 100 g suelo), sin embargo su

desviación estandar fue muy grande (1.1. Figura 10). Igual sucedió con el contenido de N en el suelo cuyo promedio fue de 0.11 %  $\pm$  0.10 (Figura 11). Menos sesgada fué la distribución de valores de C:N cuyo promedio fue de 13.1  $\pm$  6.8 (Figura 12).

### Especies

Durante el transcurso del estudio se caracterizaron en su estequiometría elemental aproximadamente 33 especies de plantas superiores, todas representando las especies mas dominantes de las comunidades vegetales en que se muestrearon. Las especies, en su mayoría árboles y arbustos, aunque herbáceas, sufrutescentes y pastos fueron incluidos.

Se encontraron diferencias significativas en la composición elemental de C en las hojas entre las especies caracterizadas. Las especies con mayor contenido de carbono fueron en gran medida especies de leguminosas, aunque otras especies como *Larrea tridentata*, *Ambrosia deltoidea* y *Guaiacum culteri* también estuvieron entre las especies que mayor contenido de carbono (C) presentaron. La especie con un mayor contenido de C en hojas fue *Acacia cymbispina* (49.4  $\pm$  0.6 g C \* 100 g hojas), una especie que se conoce por ser dominante en ambientes de Selva Baja Caducifolia, la cual tiene cierta propensión a colonizar hábitats degradados y perturbados en comunidades mas tropicales que áridas. Con menos de 10 % de C en las hojas, especies como *Celtis pallida*, *Opuntia spp*, *Phaulothamnus spinescens* y *Cenchrus ciliaris* (35.9  $\pm$  1.7 hasta 40.9  $\pm$  0.7 g C \* 100 g hojas respectivamente) fueron especies con el menor contenido de C en las hojas (Figura 11).

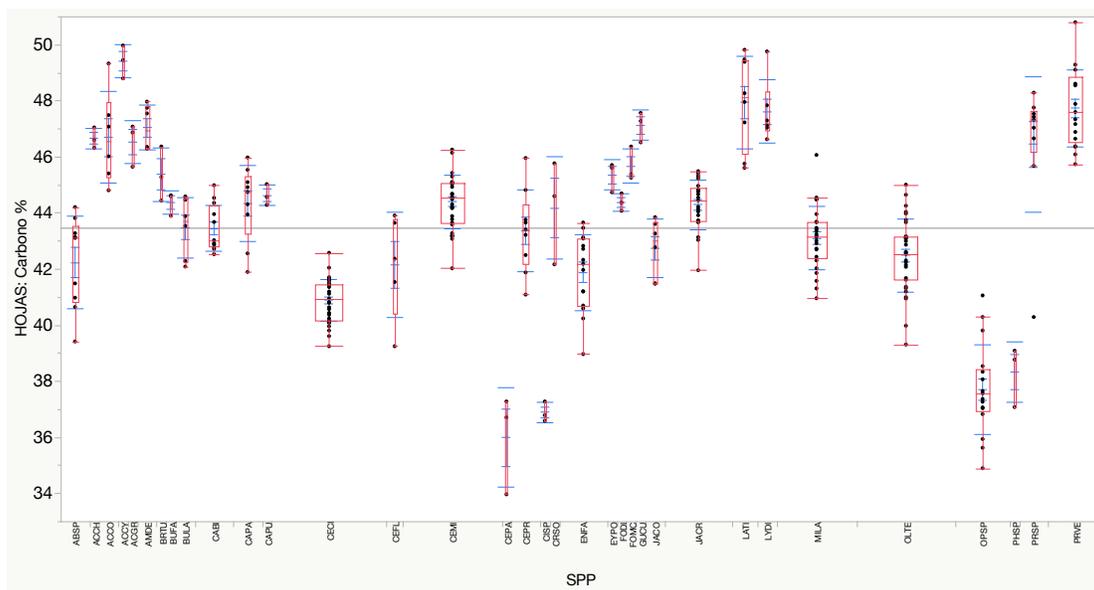
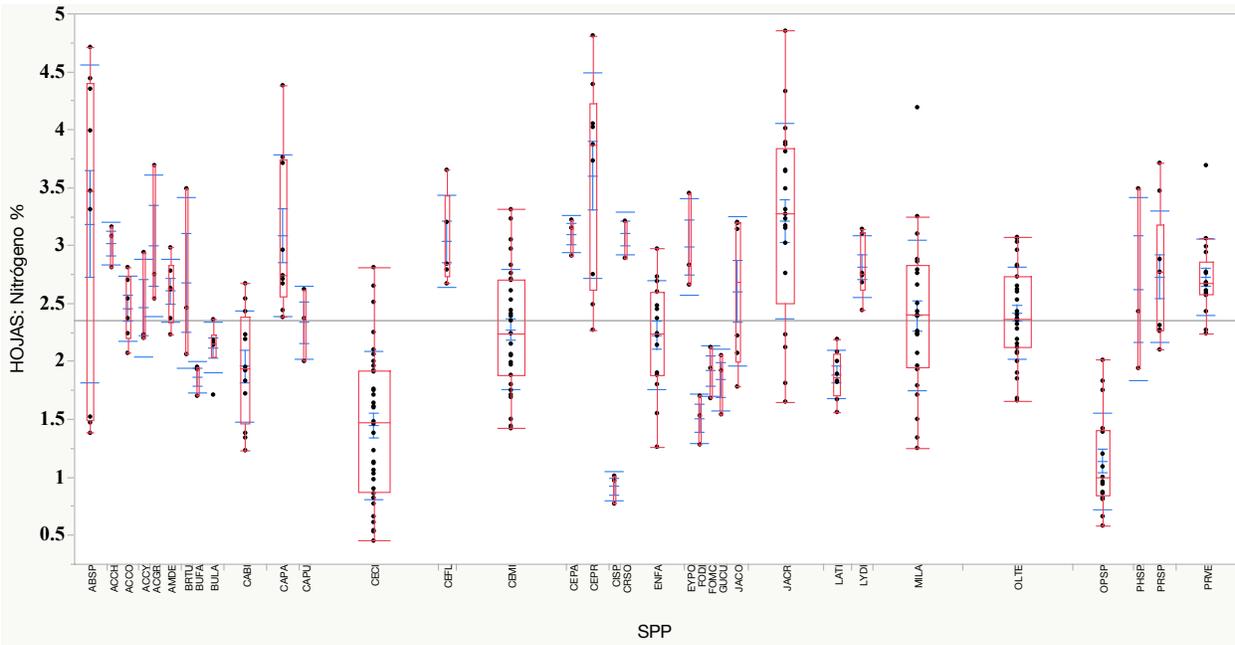


Figura 11. Estequiometría de C en hojas de especies de plantas muestreadas

Igualmente como en el caso del contenido de carbono, especies con menor contenido de C en hojas tuvieron por lo general también, menor contenido de N en hojas. Especies como *Opuntia* spp y *Cenchrus ciliaris* tuvieron significativamente el menor contenido de N en hojas (< 1 g N \* 100 g hojas), aunque *Celtis pallida* fue una excepción (Figura 12). Especies como *Cercidium praecox*, *Celtis palida*, *Jatropha cardiophylla* y *Cercidium floridum* tuvieron contenidos de N mayores a 3 g N \* 100 g hojas.



**Figura 12. Estequiometría de N en hojas de especies de plantas muestreadas**

Como consecuencia de las diferencias estequiométricas elementales, la proporción C:N mayor se observó en especies de menor concentración elemental como *Cylindropuntia* spp, *Opuntia* spp, *Cenchrus ciliaris*, *Fouquieria diguetii*, y *Larrea tridentata* ( $C:N = 47.5 \pm 7.2$  a  $29.0 \pm 4.4$  respectivamente, Figura 13). Las especies que presentaron significativamente menores cociente C:N fueron especies del género *Cercidium*, *C. praecox* y *C. floridum*, así como *Celtis pallida* ( $12.8 \pm 3.3$  y  $13.6 \pm 1.2$  la primera y última respectivamente).

La estequiometría elemental en los suelos bajo las especies estudiadas mostró patrones que no necesariamente correspondieron a los contenidos elementales de las hojas de las especies. Menores proporciones de C en el suelo se encontraron para especies como *Jatropha cinerea*, *Fouquieria digetti* y *Brassica turnefortii*. En general, los mayores contenidos de C en el suelo se encontraron bajo especies arbóreas ó perennifolias (*Guaiacum coulteri*, *Acacia constricta*, *Lysiloma divaricata* y *Jatropha cordata* ( $3.1 \pm 1.7$  a  $2.4 \pm 1.0$  g C \* 100 g suelo) entre otras (Figura 14).

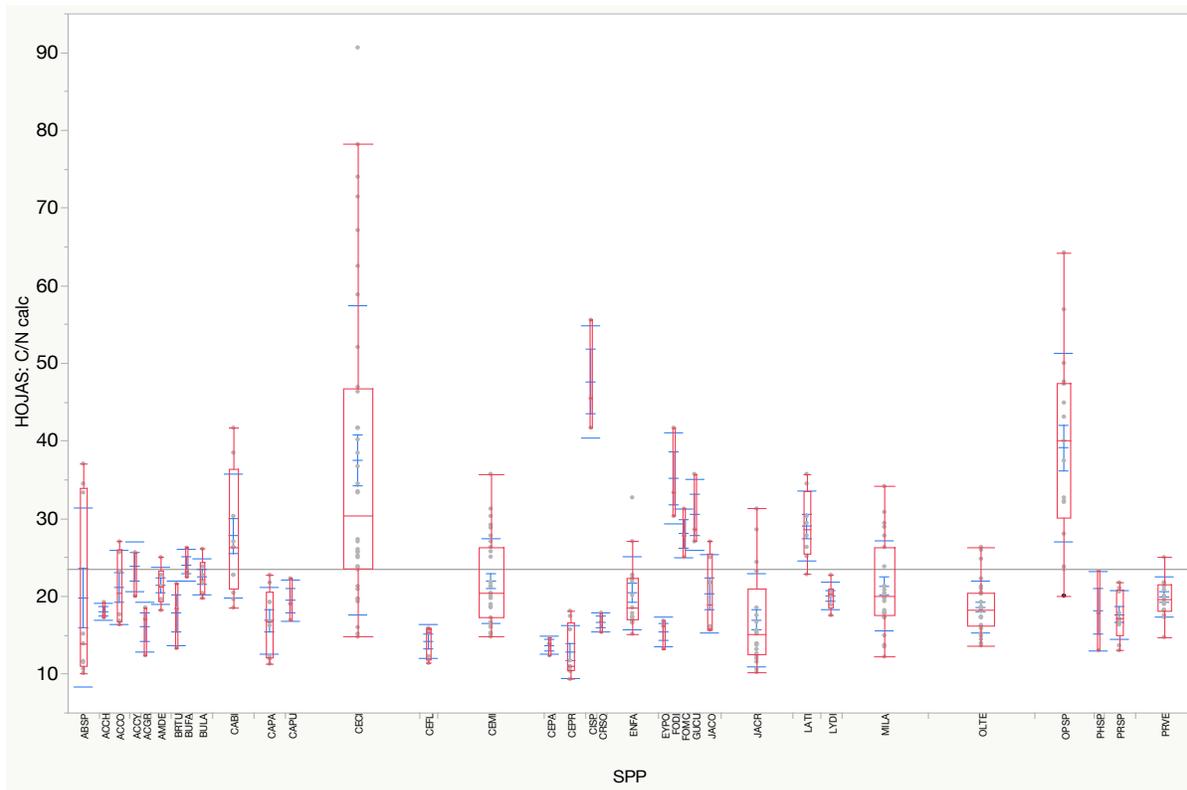


Figura 13. Estequiometría de proporción C:N en hojas de especies de plantas muestreadas

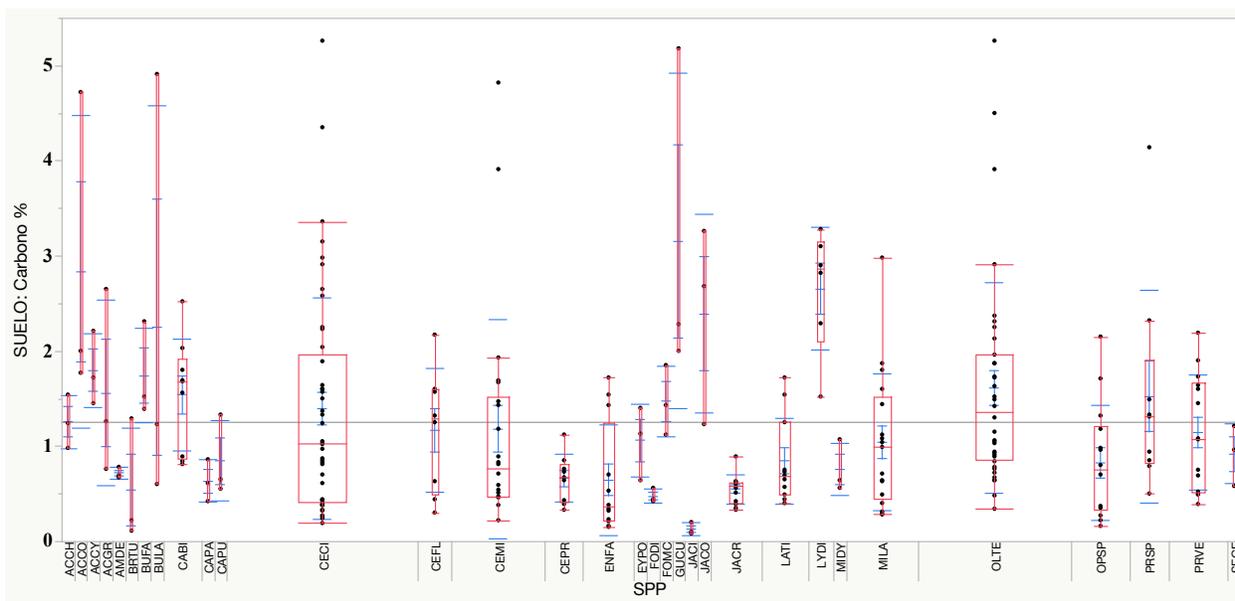


Figura 14. Estequiometría de C en suelos de especies de plantas muestreadas



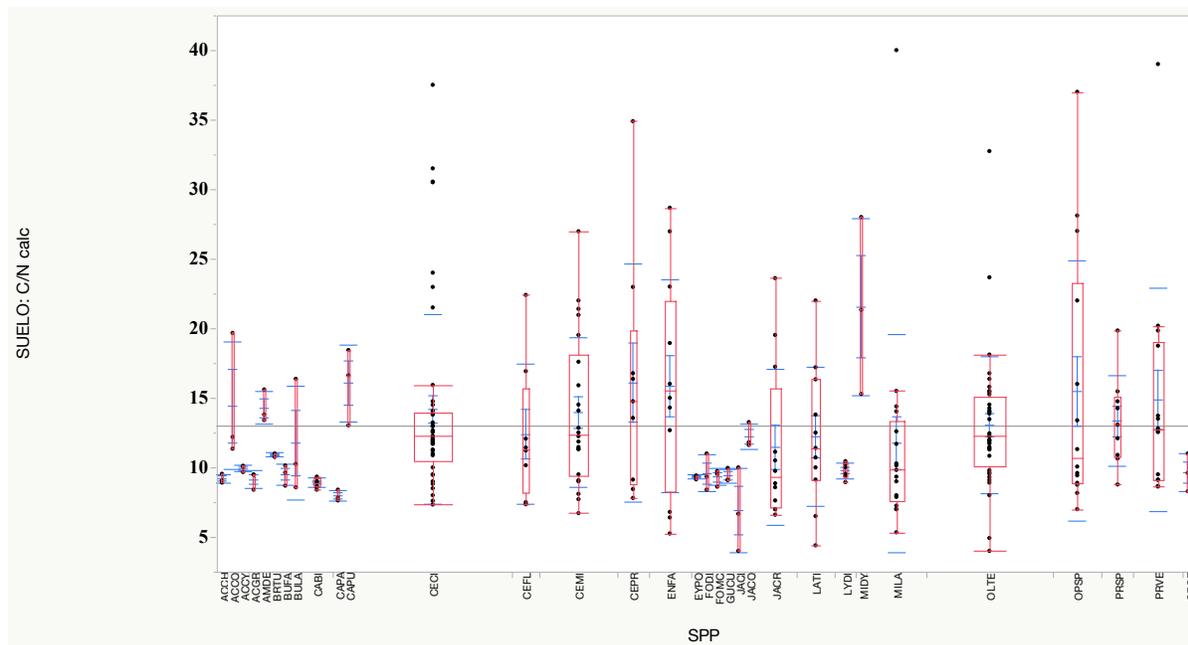


Figura 16. Estequiometría de C:N en suelos de especies de plantas muestreadas

### *Invasibilidad*

Se compararon las proporciones estequiométricas elementales para especies nativas no invasoras, nativas potencialmente invasoras, e invasoras. Esta clasificación se basa en que las especies nativas no invasoras, son aquéllas que constituyen siempre parte importante de las comunidades naturales. Las especies nativas potencialmente invasoras, hemos denominado aquéllas especies que aún cuando son parte de las especies nativas de las comunidades actuales, pueden incrementar sus densidades, cobertura y distribución en comunidades que han sido perturbadas en la región. Ejemplos de estas últimas especies son aquéllas como *Opuntia fulgida*, *Cilindropuntia* spp, *Encelia farinosa*, y *Larrea tridentata* principalmente. Las invasoras, son especies que se han reconocido en la literatura y otros lugares como exóticas y que son capaces de extenderse en amplios rangos de distribución en sus nuevos hábitats. *Cenchrus ciliaris* (buffel) ha sido reconocida y caracterizadas en nuestro estudio como especie invasora.

El contenido de C en el suelo mostró diferencias significativas entre los tres tipos de clasificaciones de las especies, sin embargo, las especies nativas no invasoras e invasoras no fueron diferentes entre sí, y solo las potencialmente invasoras que mostraron menores porcentajes de C en el suelo (Tabla 5). Algo similar sucedió con la concentración de N en el suelo, que mostró diferencias significativas solamente entre las especies nativas potencialmente invasoras con las otras dos categorías (nativas no invasoras e invasoras, que no fueron diferentes entre ellas). El contenido de N fue hasta cincuenta por ciento menor en las especies nativas potencialmente invasoras ( PI = 0.06 v.s. NI = 0.12 g N / 100 g suelo). La gran dispersión

y desviación estandar en los valores de C:N del suelo, impidió que se encontraron diferencias significativas entre especies nativas no invasoras e invasoras o nativas potencialmente invasoras.

**Tabla 5. Estequiometría de hojas y suelos en especies clasificadas según su potencial de invasibilidad**

		HOJAS					
	Level	No.	Media	s.d.	s.e.	Lower 95%	Upper 95%
CARBONO	IV	42	40.87	1.89	0.29	40.28	41.46
	NI	247	44.24	2.46	0.16	43.93	44.55
	PI	43	41.72	4.15	0.63	40.45	43.00
NITROGENO	IV	42	1.49	0.71	0.11	1.27	1.71
	NI	247	2.58	0.72	0.05	2.49	2.67
	PI	43	1.79	0.70	0.11	1.57	2.00
C:N	IV	42	36.55	19.61	3.03	30.44	42.67
	NI	247	20.33	6.45	0.41	19.52	21.14
	PI	43	29.39	11.76	1.79	25.77	33.01
		SUELO					
CARBONO	IV	51	1.35	1.13	0.16	1.03	1.66
	NI	191	1.35	1.11	0.08	1.19	1.51
	PI	37	0.75	0.49	0.08	0.58	0.91
NITROGENO	IV	51	0.11	0.09	0.01	0.08	0.13
	NI	191	0.12	0.10	0.01	0.11	0.14
	PI	37	0.06	0.04	0.01	0.05	0.08
C:N	IV	51	13.73	6.49	0.91	11.90	15.55
	NI	191	12.44	5.53	0.40	11.65	13.23
	PI	37	14.54	7.72	1.27	11.97	17.12

NI = No Invasivas; PI = Potencialmente invasivas; IV = Invasivas

Al comparar las proporciones elementales en las hojas de estos tres tipos de estrategias de las especies, se encontraron significativamente mayores concentraciones de C en las especies nativas no invasoras con respecto a las nativas potencialmente invasoras y las invasoras (44.2, 41.4 y 40.9 g C / 100 g hojas respectivamente), siendo también estas últimas dos diferencias, significativas entre sí. El contenido de N en hojas fue también mayor en especies nativas no invasoras ( $2.57 \pm 0.72$  g N / 100 g hojas) y menor que las invasoras o nativas potencialmente invasoras, aunque éstas no mostraron diferencias entre sí ( $1.75 \pm 0.73$  y  $1.48 \pm 0.71$  g N / 100 g hojas). La proporción de C:N en las especies nativas potencialmente invasoras e invasoras (31.5 y 36.5) no fueron diferentes, pero sí fueron significativamente mayores que la proporción C:N de las hojas de las especies nativas no invasoras (20.3).

## Estequiometría por tipo de vegetación

Se analizaron las relaciones estequiométricas de las especies estudiadas, según el tipo de vegetación en el que se encontraron. Se diferenciaron cinco tipos de vegetación para los sitios muestreados en las cinco áreas prioritarias. Los tipos caracterizados estequiométricamente fueron Matorral Desértico Micrófilo (MDM), Mezquital (MZ), Matorral Subtropical (MST), Selva Baja Caducifolia (SBC) y Pastizal Inducido (PI). Este último representa la transformación de otros tipos de vegetación natural a sabanas dominadas por *Buffel (C. ciliaris)*.

**Tabla 6. Estequiometría de hojas y suelos en diferentes tipos de vegetación en las áreas prioritarias en estudio.**

	TIPO DE VEGETACIÓN*	HOJAS						
		Number	Media	s.d.	s.e.	Lower 95%	Upper 95%	
CARBONO	MDM	24	45.6125	3.55731	0.72613	44.110	47.115	
	MST	47	43.0987	2.15633	0.31453	42.466	43.732	
	MZ	155	43.5514	3.00282	0.24119	43.075	44.028	
	PI	49	43.5208	3.12681	0.44669	42.623	44.419	
	SBC	51	42.3555	2.29169	0.32090	41.711	43.000	
NITROGENO	MDM	24	1.97583	0.626335	0.12785	1.7114	2.2403	
	MST	47	2.56426	0.903724	0.13182	2.2989	2.8296	
	MZ	155	2.42432	0.780565	0.06270	2.3005	2.5482	
	PI	49	2.21653	0.845095	0.12073	1.9738	2.4593	
	SBC	51	2.21745	0.908869	0.12727	1.9618	2.4731	
C:N	MDM	24	29.5908	8.9300	1.8228	25.820	33.362	
	MST	47	22.0794	10.5990	1.5460	18.967	25.191	
	MZ	155	21.6440	8.2673	0.6640	20.332	22.956	
	PI	49	25.5502	12.7951	1.8279	21.875	29.225	
	SBC	51	25.0527	17.2783	2.4194	20.193	29.912	
			SUELO					
CARBONO	MDM	18	0.49389	0.29147	0.06870	0.3489	0.6388	
	MST	26	1.82000	0.89293	0.17512	1.4593	2.1807	
	MZ	129	1.28426	0.89778	0.07904	1.1279	1.4407	
	PI	41	0.95634	1.07713	0.16822	0.6164	1.2963	
	SBC	55	1.46745	1.18854	0.16026	1.1461	1.7888	
NITROGENO	MDM	18	0.040556	0.023880	0.00563	0.02868	0.05243	
	MST	26	0.172183	0.095891	0.01881	0.13345	0.21091	
	MZ	129	0.113360	0.079972	0.00704	0.09943	0.12729	
	PI	41	0.093063	0.095913	0.01498	0.06279	0.12334	
	SBC	55	0.115766	0.108781	0.01467	0.08636	0.14517	
C:N	MDM	18	13.7193	7.57996	1.7866	9.950	17.489	
	MST	26	12.3159	4.10330	0.8047	10.659	13.973	
	MZ	129	12.7111	5.96178	0.5249	11.672	13.750	
	PI	41	11.4663	6.25988	0.9776	9.490	13.442	
	SBC	55	15.5825	5.94259	0.8013	13.976	17.189	
*Tipo de vegetación sensu Romo y Bustamante 2016.								
MDM = Matorral desértico micrófilo; MST = Matorral Subtropical; MZ = Mezquital;								
SBC = Selva Baja Caducifolia; PI = Pastizal Inducido.								

Al comparar las relaciones estequiométricas de las hojas de las especies ubicadas en cada tipo de vegetación, se encontraron significativamente mayor contenido de carbono (C) en hojas de especies

ubicadas en el Matorral Desértico Micrófilo (MDM,  $45.6 \pm 3.5$  g C \* 100 g hojas, Tabla 6). Siguen en concentración de carbono las comunidades de Mezquital, los otro tipos y finalmente la Selva Baja Caducifolia ( $42.3 \pm 2.29$  g C \* 100 g hojas). Casi lo opuesto se encontró para el nitrógeno (N) en hojas pues la menor concentración se encontró en el MDM ( $1.97 \pm 0.62$  g N \* 100 g hojas), y mayor en el Matorral Subtrópical ( $2.56 \pm 0.90$  g N \* 100 g hojas).

La relación estequiométrica mayor (C:N) se encontró en el MDM ( $29.6 \pm 8.9$ ) y menor en el Mezquital (MZ,  $21.6 \pm 8.2$ ). El Pastizal Inducido (PI) fué segundo en orden decreciente con un valor del cociente de  $25.5 \pm 12.8$ . El cociente C:N en el suelo no parece estar relacionado con el de las hojas. En el suelo, el mayor cociente se encontró en la SBC, seguido por el MDM ( $15.6 \pm 5.9$  y  $13.7 \pm 7.6$ ). Mezquital (MZ) y PI tuvieron significativamente menores cocientes ( $12.7 \pm 5.9$  y  $11.4 \pm 6.2$ ). Probablemente debido a los factores que determinan la reabsorción de nutrientes en las plantas, las diferencias interespecíficas en la composición y reabsorción, los procesos de mineralización de nutrientes en el suelo y su uso por la microbiota, las relaciones estequiométricas en el suelo mostraron patrones diferente.

En el suelo, las relaciones estequiométricas fueron diferentes a las de las hojas. A diferencia de las hojas, los suelos de MDM mostraron los menores concentraciones de C ( $0.5 \pm .3$  g C \* 100 g suelo) y las mas altas en el MST ( $1.82 \pm 0.9$  g C \* 100 g suelo). En cambio, las proporciones de N en el suelo siguieron un orden similar al de las hojas, menores en el MDM ( $0.04 \pm 0.02$  g N \* 100 g suelo) y mayores en el MST ( $0.17 \pm 0.09$  g N \* 100 g suelo).

### ***Homeostásis de las comunidades vegetales***

Se obtuvo la homeostasis (Ho) del nitrógeno (N) y el cociente estequiométrico C:N para los cinco tipos de clasificación de la cubierta vegetal reconocidos en las cinco sierras estudiadas (Tabla 7). Para el nitrógeno (N), la mayor homeostasis se encontró en comunidades de Selva Baja Caducifolia y Mezquital (Tabla. 7). Los menores valores de Ho se encontraron en comunidades de Matorral Subtrópical y Matorral Desértico Micrófilo. Los valores de Ho en el pastizal inducido fueron intermedios a los de las comunidades con mayor y menor Ho mencionadas (Ho = 16.1)

**Tabla 7. Homeostásis de nitrógeno (N) y carbono:nitrógeno (C:N) de plantas en diferentes tipos de vegetación en las áreas prioritarias en estudio**

	<b>HoN</b>	<b>Ho C:N</b>
<b>SBC</b>	38.129	15.176
<b>PI</b>	16.071	2.475
<b>MZ</b>	30.888	8.372
<b>MST</b>	3.730	1.630
<b>MDM</b>	6.531	1.775

Una secuencia similar en los valores de homeostasis de C:N se encontró para las comunidades descritas. La mayor homeostasis de C:N se encontró para la Selva Baja Caducifolia (SBC) y menor para el Matorral Subtropical y Desértico Micrófilo (Tabla. 7). Valores intermedios pero también bajos de HoC:N se encontraron en las comunidades de pastizales inducidos (PI).

Se obtuvo una correlación importante entre la cobertura arbórea de los sitios con el NDVI, la integral menor y la integral menor obtenida de imágenes de satélite (Figuras 17 a 19). La integral menor y mayor se consideran proxis de productividad anual y total de un sitio, obtenida a partir del análisis de las imágenes satelitales.

La cobertura arbórea estuvo fuertemente relacionada con la homeostasis de C:N en las plantas (Figura 20), sugiriendo que una mayor cobertura de árboles, incrementa la homeostasis en las comunidades. Esto se pudo también observar por la relación de mayor homeostasis encontrada en comunidades como Selva Baja Caducifolia y Mezquiales, comunidades que se caracterizan por su mayor cobertura de árboles. Menores homeostásis se encontraron en comunidades con mayor número de arbustivas en su cobertura, como Matorrales desérticos y subtropicales.

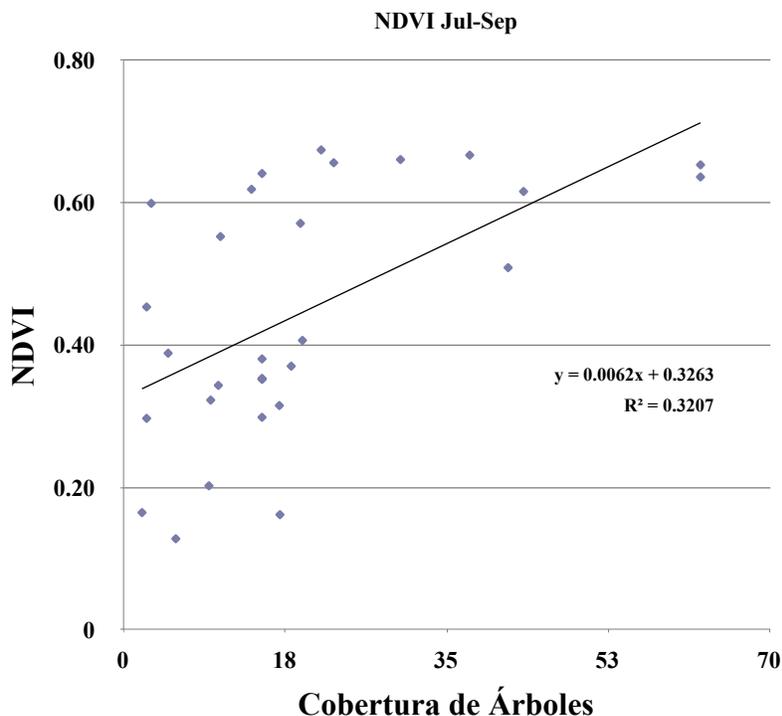


Figura 17. Relación de cobertura del estrato arbóreo y NDVI en los sitios de estudio.

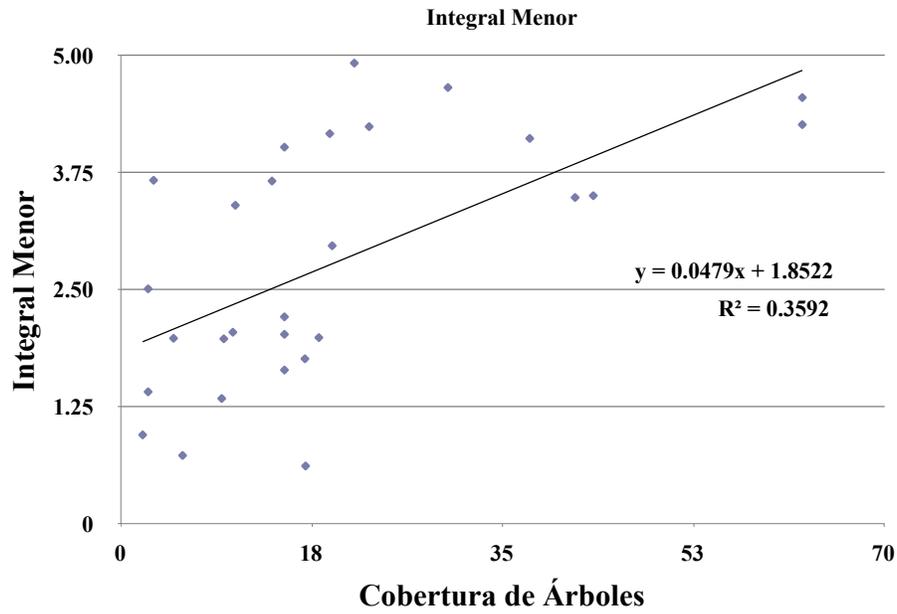


Figura 18. Relación de cobertura del estrato arbóreo con la integral menor del NDVI en los sitios de estudio.

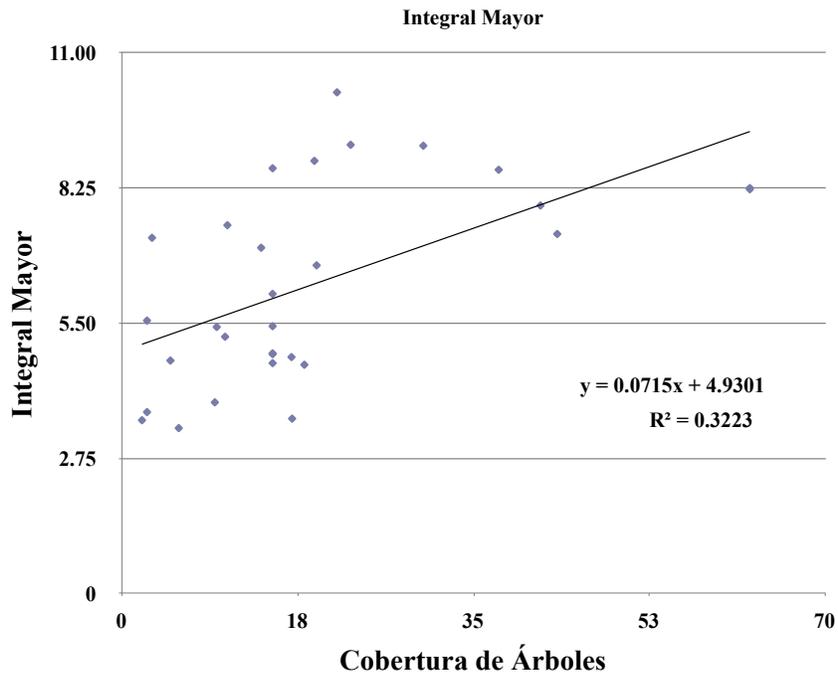


Figura 19. Relación de cobertura del estrato arbóreo con la integral mayor del NDVI en los sitios de estudio.

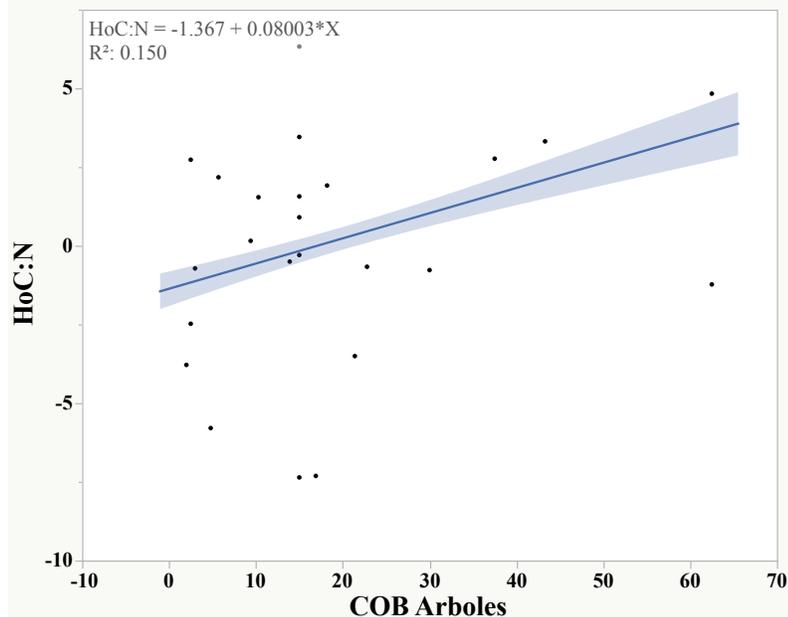


Figura 20. Relación de cobertura del estrato arbóreo con la homeostásis de los sitios de estudio.

### ***Modelos de invasibilidad potencial como función de la estequiometría y homeostásis de las especies y de la comunidad***

En el estudio pudimos establecer que las especies con mayor grado de éxito como invasoras presentan una mayor eficiencia en el uso del nitrógeno (NUE) en sus tejidos fotosintéticos. Aunque pudiera pensarse que una mayor NUE es el resultado de la vía metabólica fotosintética, dado que es conocido que las especies con vía fotosintética CAM y C<sub>4</sub> muestran una mayor NUE debido a la presencia de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa, enzima de gran afinidad para fijar el CO<sub>2</sub> (Lambers et al. 2008). Nuestros resultados muestran que una mayor NUE se encontró en las hojas de especies con amplio potencial de invasión independientemente de su vía de metabolismo fotosintético como *C. ciliaris* (C<sub>4</sub>), *Opuntia fulgida* (CAM) y *Encelia farinosa* (C<sub>3</sub>), lo que sugiere que esta mayor NUE puede ser un mecanismo ecológico que favorece la eficiencia de captura de carbono en ambientes limitantes, como lo señalan otros estudios (Funk et al. 2007).

Una mayor eficiencia de uso de nitrógeno (NUE) resulta ser una estrategia importante para diferenciar especies con potencial de invasibilidad en las áreas bajo estudio. Bajo las condiciones de nitrógeno limitantes en el suelo, como son los suelos de las áreas estudiadas, una mayor NUE parece ser una característica estequiométrica importante y diferencial para poder expandir el rango de distribución de especies bajo las condiciones de aridez y limitación de recursos en el suelo.

Dados los resultados, es de esperar que comunidades con menor homeostásis al N y a la proporción C:N sean los mas susceptibles de ser invadidos. De los cinco tipos de comunidades caracterizados estequiométricamente y en su homeostasis, los matorrales subtropicales y desértico micrófilo serán los de mayor susceptibilidad a la invasión por *C. ciliaris*. Igualmente, dadas las condiciones de mayor limitación de nutrientes y agua en las comunidades establecidas en laderas, la mayor colonización por *C. ciliaris* en éste tipo de hábitats, puede explicarse por la menor disponibilidad de N en su suelo, como pudo caracterizarse por las diferencias en la NUE de buffel (*C. ciliaris*) en este tipo de ambientes. Mientras que en sitios de planicies y suelos profundos el buffel tuvo un promedio NUE de  $31.5 \pm 14.4$ , en ambientes con poco suelo y rocosos de laderas, la NUE en esta especie fue de  $78.6 \pm 11.7$ , esto es mas del doble en el cociente C:N de sus hojas. Estas diferencias no fueron por cambios en las concentraciones de nitrógeno en el suelo, las cuales no fueron significativamente diferentes, sino debido a cambios en el contenido de nitrógeno en las hojas, siendo hasta tres veces menor en hojas de individuos en laderas, resultando en una eficiencia de uso de nitrógeno (NUE, cociente C:N) dos veces mayor en individuos en laderas (Tabla 8). Estas diferencias hablan de diferencias fisiológicas en la obtención de nitrógeno del suelo, diferencias en su disponibilidad, o modificación en la eficiencia del proceso de asimilación de carbono.

**Tabla 8. Contraste de la relación estequiométrica de la proporción C:N en *C. ciliaris* en planicies y laderas. Mayor C:N significa mayor eficiencia de uso del nitrógeno (NUE) en las hojas de la especie.**

Micrositio	Media	s.d.	s.e.	p<=
Ladera	78.6300	11.7687	6.7947	0.001
Planicies	31.5500	14.4165	3.0061	

Diferencias estequiométricas, en particular en la NUE de las especies y su expresión en diferentes ambientes parecen constituirse como indicadores determinantes de su potencial de invasión en las regiones de estudio. Es posible que comunidades en donde especies con mayor NUE sean favorecidas, que serán mas susceptibles de ser mas rapidamente invadidos en particular por buffel (*Cenchrus ciliaris*).

Consideramos que existen algunas evidencias de que los cambios en la estequiometría y la eficiencia de uso de los nutrientes generados por la invasión de buffel (*C. ciliaris*), generan relaciones complejas con la microbiota del suelo, lo que dificulta establecer algunos escenarios de cambio en las especies vegetales y las comunidades (Tabla 9). Tal parece que las comunidades microbianas y las especies de plantas presentan patrones similares de mayor homeostásis en la proporción de C:N en sitios con presencia de buffel. La homeostásis al nitrógeno en las especies vegetales fue mayor en las comunidades naturales aún sin impacto por el buffel.

**Tabla 9. Caracterización de la homeostasis de nitrógeno ( $H_{oN}$ ) y relación carbono:nitrógeno ( $H_{pC:N}$ ) de especies de plantas y de la biomasa microbiana ( $H_{\mu C:N}$ ) de comunidades naturales (SB) y comunidades ya con presencia de buffel (CB).**

<b>PRESENCIA BUFFEL</b>	<b><math>H_{oN}</math></b>	<b><math>H_{p C:N}</math></b>	<b><math>H_{\mu C:N}</math></b>
<b>SB</b>	<b>170.442</b>	<b>3.882</b>	<b>0.57</b>
<b>CB</b>	<b>24.786</b>	<b>13.213</b>	<b>4.76</b>

Aunque no se encontraron claras evidencias de una mayor eficiencia en el uso del C en las plantas, como resultado de diferencias en el uso de nutrientes (y carbono) en el suelo, existen evidencias parciales de que hay cambios importantes en la dinámica microbiana en el suelo cuando incrementa la cobertura del buffel, modificando los nutrientes y eficiencia de uso de carbono (CUE) en el suelo, lo que incrementa la homeostásis microbiana que permiten mantener niveles de nutrientes y eficiencia de uso de carbono en límites similares a los que se encuentran en comunidades naturales.

***Análisis de riesgo y propuestas de manejo de *Cenchrus ciliaris* en las regiones prioritarias para la conservación del estudio***

El análisis de riesgo siguiendo lo sugerido por Pheloung et al. (1999) y modificado para adaptarlo a las condiciones del estado de Sonora, muestra que la especie (*Cenchrus ciliaris*) debe ser rechazada por su potencial invasor (Tabla 10). Aunque la calificación y clasificación permiten establecer su potencial invasor, no permiten definir las causas por las que la especie puede desarrollarse más rápidamente en invasora en ciertos ambientes y no en otros. Similar calificación fue obtenida siguiendo la guía de la CEC (Tabla 11).

Como resultado de las relaciones homeostáticas y estequiométricas encontradas en el estudio, proponemos un mapa de sensibilidad a la invasión por zacate buffel (*Cenchrus ciliaris*) para las comunidades identificadas en el estudio. La mayor susceptibilidad se encontrará en comunidades con menor homeostásis y presencia de mayor cobertura de especies con eficiencias de uso de nitrógeno (NUE) mayores (Figura 21).

En ecosistemas áridos o bajo estrés, la invasión de especies no puede explicarse en base a la abundancia de recursos, pero puede ser entendida en base a una mayor eficiencia en el uso de los recursos limitantes (Funk y Vitousek 2007). Desde la perspectiva de manipulación de las proporciones de recursos con el fin de prevenir la invasibilidad, otros autores utilizan este manejo de proporciones de recursos para el control

de especies indeseables (i.e. manipulación de la suplementación de recursos con el fin de afectar las interacciones competitivas).

**Tabla 10. Formato de evaluación de riesgo de *Cenchrus ciliaris* (sensu Pheloung et al. 1999). Consultar anexo bibliográfico.**

Sistema de evaluación de riesgo de malezas. Responda Y(Yes), N(No) o espacio en blanco si no sabe.						
Sección	Categoría	# Pregunta	Pregunta	Respuesta (Y=Yes, N=No)	de Puntaje anexa)	
A	A	1.01	La especie está altamente domesticada?		-3	
	C	1.02	La especie se ha naturalizado?	Y	1	
	C	1.03	La especie tiene razas que se comportan como malezas?	Y	1	
		2.01	La especie está adaptada al clima de Sonora?	2	2	
		2.02	Igualdad de los datos del clima	2	2	
	C	2.03	Amplia adaptabilidad climática	Y	2	
	C	2.04	Nativa o naturalizada en regiones con amplios periodos de sequía	Y	2	
		2.05	La especie tiene una historia de repetidas introducciones fuera de su distribución natural?	Y	2	
	C	3.01	Naturalizada más allá de su distribución natural	Y	2	
	E	3.02	Maleza de jardín o lugares perturbados	Y	2	
	A	3.03	Maleza forestal, de agricultura u horticultura	N	0	
	E	3.04	Maleza ambiental	Y	3	
		3.05	Maleza congénérica			
	B	A	4.01	Produce spines, thorns or burrs	Y	1
		C	4.02	Alelopática	Y	1
C		4.03	Parasítica	N	0	
A		4.04	No palatable para el ganado	N	-1	
C		4.05	Tóxica para los animales	N	0	
C		4.06	Hospedero de pestes y patógenos	Y	1	
C		4.07	Causa alergia o es tóxica para los humanos?	N	0	
E		4.08	Crece incendios en ecosistemas naturales	Y	1	
E		4.09	Planta tolerante a la sombra en algunos estadios de su ciclo de vida			
E		4.1	Crece en suelos infértiles?	Y	1	
E		4.11	Hábitos de escalado o sofocamiento	N	0	
E		4.12	Forma densos matorrales	Y	1	
C	E	5.01	Acuática	N	0	
	C	5.02	Pasto	Y	1	
	E	5.03	Planta leñosa fijadora de nitrógeno	N	0	
	C	5.04	Geofita	N	0	
	C	6.01	Evidencia de sustancial falla reproductiva en su hábitat natural			
	C	6.02	Produce semillas viables	Y	1	
	C	6.03	Hibridiza naturalmente			
	C	6.04	Auto-fertilización	Y	1	
	C	6.05	Necesita polinizadores especialistas	N	0	
	C	6.06	Reproducción por propagación vegetativa	Y	1	
	C	6.07	Tiempo mínimo generativo (años)	1	1	
	A	7.01	Los propágulos probablemente dispersos no intencionalmente	Y	1	
	C	7.02	Propágulos dispersos intencionalmente	Y	1	
	A	7.03	Propágulos pueden dispersarse como un producto contaminante	N	-1	
	C	7.04	Propágulos adaptados a la dispersión por viento	Y	1	
	E	7.05	Propágulos flotantes			
	E	7.06	Propágulos dispersados por aves	N	-1	
	C	7.07	Propágulos dispersados por otros animales (externamente)	Y	1	
	C	7.08	Propágulos dispersados por otros animales (internamente)	Y	1	
	C	8.01	Producción prolífica de semillas	Y	1	
	A	8.02	Evidencia de formación de persistentes bancos de propágulos			
	A	8.03	Bien controlada por herbicidas			
	C	8.04	Tolera o se beneficia por mutilación cultivo o fuego	Y	1	
	E	8.05	Presenta efectivos enemigos naturales en Sonora	Y	1	

Weed risk assessment scoring sheet for the WRA.

Form B. Weed Risk Assessment Scoring Sheet

Section	Question	Response <sup>1</sup>	Score <sup>2</sup>	N score	Y score
A	C	1.01		0	-3

Pheloung, P. C., Williams, P. A., & Halloy, S. R. (1999). A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57(4), 229-251. <http://doi.org/10.1006/jema.1999.2511>

<b>Total</b>	<b>32</b>
<b>Resultado</b>	<b>Rechazada</b>
<b>Puntuación Agrícola</b>	<b>17</b>
<b>Puntuación Ambiental</b>	<b>28</b>

**Tabla 11. Formato de evaluación de riesgo según guía de la CEC (sensu Mendoza et al. 2009). Consultar anexo bibliográfico**

PROBABILIDAD DE ESTABLECIMIENTO						
Tipo	Descripción	Muy Bajo	Bajo	Medio	Alto	Muy Alto
Probabilidad de que se transporte desde su lugar de origen	Se ha introducido de manera intencional					X
Probabilidad de sobrevivencia	Muy alta probabilidad de sobrevivencia debido a que las condiciones climáticas del estado de Sonora son muy similares a las condiciones de su lugar de origen, además la semilla puede resistir el transporte desde el lugar de origen					X
Probabilidad de colonización exitosa	Se ha comprobado que puede establecerse con éxito en aquellas áreas donde ha sido introducido					X
Probabilidad de dispersión más allá del área colonizada	Hay una alta probabilidad de dispersión más allá del área donde fue sembrada, encontrándose principalmente en cerros, arroyos, a los costados de las carreteras y en otros lugares perturbados.				X	
IMPACTOS/CONSECUENCIAS DE SU ESTABLECIMIENTO						
Tipo	Descripción	Muy Bajo	Bajo	Medio	Alto	Muy Alto
<b>Impacto económico</b>	Benéfico para el desarrollo de la actividad ganadera al funcionar como apoyo en la alimentación del ganado para exportación.	X				
	En temporadas secas cuando el zacate buffel no está en producción, la falta de otras especies en el monocultivo de buffel provoca que el ganado no tenga una alternativa alimenticia, por lo				X	
	Pérdida de servicios ambientales al perder parte de la diversidad natural de la zona.					X
	En Estados Unidos se organizan campañas de erradicación manual del zacate buffel y su control por medio de herbicidas, las cuales generan un gasto.		X			
<b>Impacto ambiental</b>	Pérdida de riqueza de especies nativas, por desmonte.					X
	Cambio en el régimen de fuego.				X	
	Baja en la productividad primaria.				X	
	Competencia por recursos con especies nativas.				X	
<b>Impacto social/cultural</b>	Pérdida o disminución de especies utilizadas tradicionalmente (uso medicinal, alimenticio, etc.) por desmontes, competición o incendios.		X			
	Cambios en la ganadería tradicional, disminución del aprovechamiento de especies nativas.			X		

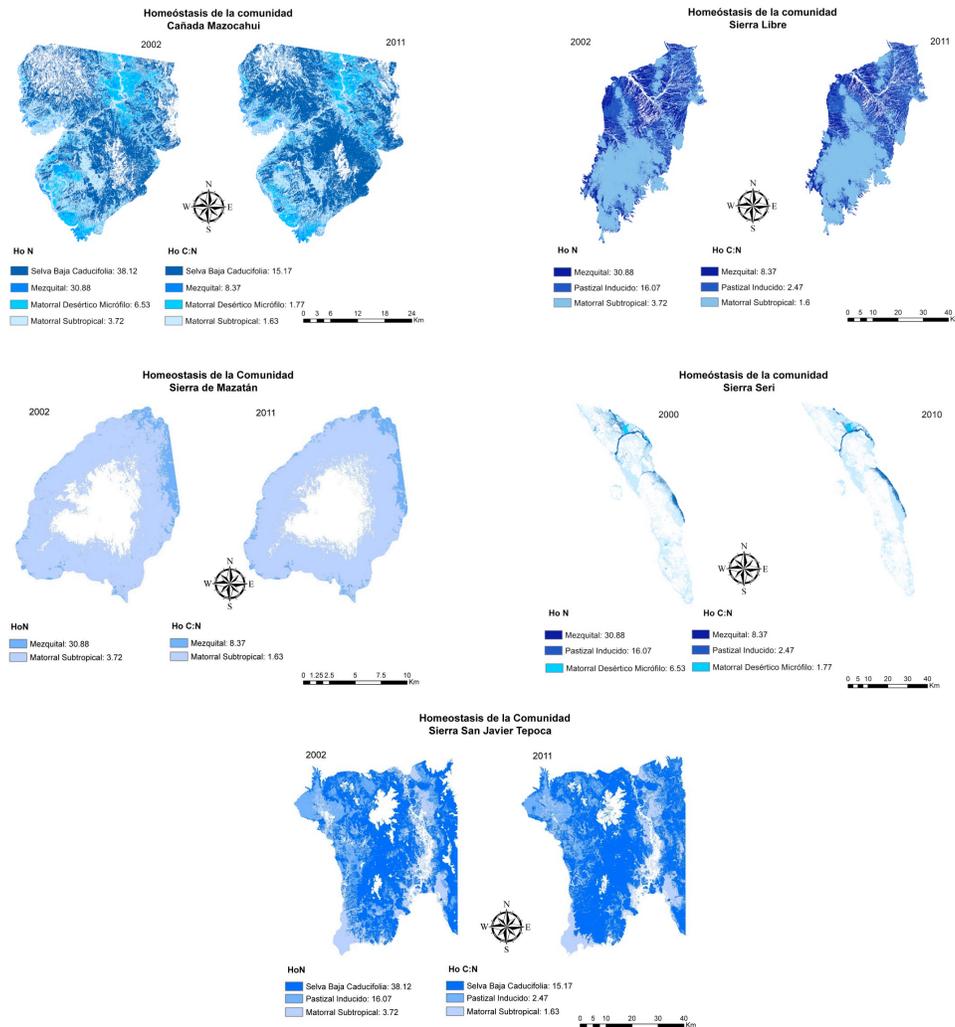


Figura 21. Susceptibilidad a la invasión por *Cenchrus ciliaris* basado en la homeostásis de la comunidad y la estequiometría de las especies dominantes.

### Análisis económico

Buffel es una especie introducida para el restablecimiento de la productividad de los agostaderos en regiones secas del mundo (hiper- y áridas, semiáridas y subhúmedas) y con el mismo propósito fué introducido en México en la década de los años 50 (Camou 1991). En México, ha sido sembrado en todo el país, sin conocerse a ciencia cierta la extensión actual que ocupa..

La especie ha beneficiado a una cantidad muy importante pero no bien cuantificada de ganaderos. Este beneficio ha sido en gran medida con el apoyo de incentivos a la producción (Bravo-Peña et al. 2010). Inicialmente, el costo de establecimiento de la especie ha sido estimado en \$1,300 pesos por hectarea (Velázquez-Martínez et al. 2015). Por ejemplo en Sonora, tan solo en la década de los años 1997

- 2006 el gobierno federal invirtió 34'950,079 millones de pesos en el financiamiento de programas de siembra y resiembra de buffel en agostaderos de terrenos secos (Bravo y col. 2010). Sin embargo, dado el período de vida de la especie y el decaimiento de la productividad en los sitios en que ha sido introducido, la resiembra periódica que requiere, ha sido estimada en una tercera parte del costo inicial por hectárea.

Un costo económico adverso debido a la introducción del buffel se presenta durante las épocas de sequía prolongada, dada la senescencia de la especie, lo que deriva en la necesidad de suplementación de alimento al ganado durante tales épocas (Tabla 11).

## **Evidencias de impactos**

### **Impactos / beneficios socioeconómicos**

El buffel ha reportado beneficios económicos en el sector agropecuario y su uso se ha sostenido ante la incertidumbre de la productividad de los agostaderos en terrenos secos del país. Se considera que programas como AlCampo han invertido grandes cantidades de subsidios en la siembra de la especie (Bravo y col. 2010).

Los posibles impactos negativos tendrían que ser evaluados por el mismo sector y el sector de la protección al medio ambiente, así como los impactos actuales y futuros. A futuro, un impacto importante que podría ser causado por el aumento en la densidad de la especie es la mayor inducción al fuego, aún cuando no se considera un riesgo importante en la actualidad. Sin embargo, es común que la especie colonice rápidamente pendientes y cerriles en las localidades más áridas que suelen estar circundando los centros de población, por lo cual pudieran representar condiciones de afectación a ciertos núcleos de la población. El incremento en la intensidad y periodicidad de fuegos, en parte debidos a la presencia de buffel como especie introducida, se piensa que pueden llegar a producir afectaciones muy importantes (Brenner and Franklin 2017; McDonald and McPherson 2013).

### **Impactos a la salud**

No se conocen impactos directos del buffel a la salud humana, aunque es posible que indirectamente sea hospedero de garrapatas, transmisoras de enfermedades a humanos y fauna silvestre.

### **Impactos ambientales y a la biodiversidad**

El buffel se ha estimado que puede tener un impacto importante en la biodiversidad. Los impactos del buffel en la diversidad pueden ser consecuencia de la forma de su establecimiento (Saucedo y col. 1997), por sus efectos directos sobre otras especies (Bracamonte et al. 2017; Morales-Romero et al. 2012), ó en forma indirecta, por ejemplo incremento por fuego, como consecuencia de su establecimiento (D'Antonio and Vitousek 1992; McLaughlin and Bowers 1982) (Tabla 11).

La especie se ha visto que puede tener una alta sobrevivencia en la germinación, aunque los rangos de las temperaturas en las que se presenta la mayor sobrevivencia varía (Tinoco-Ojanguren et al. 2016; Villa-Reyes and de la Barrera 2016).

Aunque el buffel se ha introducido como alternativa de mejor productiva de agostaderos, esto tal vez solo se cumpla bajo ciertas condiciones, tipos de hábitats ó condiciones de degradación. La productividad de buffel se ha visto que es importante en años de precipitación abundante (Hinojo-Hinojo et al. 2016), aunque en años secos es similar o incluso menor a la productividad del matorral nativo (Bravo-Peña and Castellanos 2013; Bravo-Peña et al. 2010; Castellanos et al. 2010; Hinojo-Hinojo et al. 2016). Esto significa que su productividad en condiciones de agostadero debe ser reevaluada y ponderada con la pérdida de servicios ecosistémicos futuros.

Algunos de dichos servicios futuros que pueden perderse con la introducción de buffel son la pérdida o disminución de especies utilizadas tradicionalmente como medicina, alimento e industria (McLaughlin 1985; McLaughlin et al. 1983; Nabhan 1985), así como la disminución de especies útiles y palatables para el ganado.

### **Control y mitigación**

Las condiciones de alerta temprana y mitigación a la dispersión de la especie deberán establecerse. Dado que el buffel fué introducido de manera premeditada en millones de hectáreas a nivel nacional, incluso mediante el apoyo de programas gubernamentales desde la década de los años 70 del siglo pasado (Bravo y col. 2010), su erradicación es ya imposible en la mayor parte de los ecosistemas secos en que fué introducido. Sin embargo, hábitats y ecosistemas particulares en donde aún no ha invadido, algunos de ellos en donde existe abundancia de recursos (incluyendo agua), es posible que su entrada pueda retrasarse ó incluso evitarse.

Actualmente la especie se encuentra ampliamente establecida en las orillas de las carreteras, sin que eso signifique su invasión en la vegetación circundante, como fue constatado en este estudio. Sin embargo, la especie parece invadir de manera importante lugares con mayor perturbación y deterioro, tal como sucede en las orillas de caminos y carreteras, así como en cerros rocosos en donde la vegetación es, por diversas condiciones ecológicas, mas escasa. Las causas de la mayor invasión por la especie en los hábitats mencionados, aún no han sido precisadas del todo.

Algunas medidas de control, por ejemplo, dada su gran dispersión a lo largo de carreteras, es importante que se dispongan de programas de erradicación de dichos focos de dispersión locales, coordinados de manera jerárquica por municipios, estados y federación, según lo requiera el área de distribución. Las formas de erradicación que se han efectuado en otros países van desde la remoción manual, cuando las poblaciones son incipientes, a la aplicación de herbicidas (glifosfato) con efectos

ambientales colaterales aún no esclarecidos (Tjelmeland et al. 2008). El uso de herbicidas sin embargo, no han mostrado ser eficaz en la remoción del buffel de los ecosistemas secos en que ha invadido y pueden ser ambientalmente mas dañina.

Como resultado de este estudio, sitios y condiciones de mayor relación estequiométrica en C:N, se encuentran asociados con la presencia de buffel (Figura 21). Algunos estudios recientes sobre control de invasoras, proponen la modificación de las relaciones estequiométricas del nitrógeno (N), para inhibir su dispersión (Jones y col 2015). Esta estrategia consideramos que puede ser viable, sin embargo estos métodos de control aún no han sido suficientemente probados, particularmente en nuestro caso en que se requeriría la suplementación de N en los sitios en que la estequiometría de C:N sea alta y propicia para la presencia de buffel. Esta alternativa de control requerirá antes de ser implementada, de mayor validación en la región y con la especie (buffel en este caso), en los sitios y condiciones en donde se quiere inhibir su invasión (Tabla 11).

Acompañando a la estrategia de control, una estrategia de mitigación, y probablemente posible de implementar de manera inmediata y de mayor importancia en el mediano y largo plazo, sea coadyuvar al sector primario ganadero a la sustitución con especies de gramíneas nativas y localmente adaptadas, a las actuales siembras y resiembras de buffel. Para tal efecto será importante establecer programas de investigación en universidades y centros de investigación, con el fin de encontrar las especies mas viables para la sustitución del buffel en los agostaderos de las regiones secas del país.

## **Normatividad**

Un aspecto importante en la mitigación del riesgo de invasión de buffel será la armonización de las leyes General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente (LGEEPA), General de Desarrollo Forestal Sustentable (LGDFS), General de la Vida Silvestre (LGVS), incluyendo lo previsto en la de Desarrollo Rural Sustentable (LDRS) en lo que respecta a la definición de “uso del suelo” y estrategias relacionadas con el cuidado del ambiente, valoración de la biodiversidad, servicios de los ecosistemas y reconversión productiva (Bravo y col. 2010).

## ANEXO TEÓRICO

### *Estequiometría ecológica de plantas*

Estequiometría ecológica es el estudio del balance de energía y múltiples elementos químicos en sistemas ecológicos, tales como en interacciones competitivas, de herbivoría, mutualismo, redes tróficas y biogeoquímica.

Por otro lado, la estequiometría biológica es igualmente el balance de energía y múltiples elementos químicos en sistemas biológicos, como el metabolismo celular, crecimiento y desarrollo, homeostásis fisiológica, cambio evolutivo, ecología y conducta, entre otras funciones biológicas e interacciones celulares y fisiológicas (Sturner and Elser 2002).

Independientemente de los mecanismos metabólicos y/o interacciones ecológicas, la estequiometría ecológica plantea que los elementos esenciales en los organismos vivos, dado que no se crean ni transforman, mantienen relaciones estequiométricas. Así, la relación de elementos como CNP puede establecerse:

$$\text{CNP}_{\text{presa}} + \text{CNP}_{\text{predador}} = Q \cdot \text{CNP}_{\text{predador}} + \text{CNP}_{\text{desechos}}$$

Es importante ver que cuando se establecen la distribución de los cocientes (proporciones) de nutrientes en plantas y animales, estas son muy semejantes en sus rangos de distribución para N:P (<5 a >65 tanto en hojas de plantas, seston {autótrofos} como en insectos y zooplancton {heterótrofos}), e incluso para N. Lo que se diferencia fuertemente es cuando se compara la distribución de C:N y C:P de las plantas con los animales, dado que el rango de cocientes de carbono con N y P son muy amplios (C:N de <5 a >100 en plantas y de <1 a >12 en insectos y zooplancton; C:P de <250 a >3500 en plantas y solo de <25 a >300 en zooplancton e insectos) (Elser et al. 2000). Aunque no totalmente establecido, esto parece indicar que la concentración de carbono no va a estar directamente condicionada por la cantidad de N ó P en las hojas de las plantas.

### *Teorías de invasibilidad y estequiometría*

En general, la teoría del nicho detalla los mecanismos de interacción entre las especies y su medio ambiente. La teoría de competencia por recursos, trata de conocer como los "trade-offs" de las especies en relación con la adquisición de los recursos, permiten a las especies coexistir al utilizar dos o mas recursos en común (Tilman 1988). La teoría asume que el mejor competidor por el recurso mas limitante, será capaz de excluir, en equilibrio, las otras especies (Tilman 1988).

Existen diferentes teorías que buscan explicar la invasibilidad de las plantas en los ecosistemas.

1. Hipótesis de la perturbación intermedia (Connell 1978) proponen que a tasas intermedias de perturbación, la diversidad de las especies de plantas aumenta en el ecosistema. Disminuye a tasas bajas o altas de perturbación.
2. Hipótesis de fluctuación de recursos, debido al aumento en los recursos disponibles, o el incremento de los recursos no-utilizados.
3. Proporción de recursos (resource ratio) (Tilman 1988)
4. Liberación de enemigos. Menciona que en ambientes en los que las especies no encuentran a sus enemigos que reducen su capacidad de reproducción o sobrevivencia, sus poblaciones pueden incrementar de manera muy rápida (ejemplo de cactáceas en Australia).
5. Nicho biogeoquímico (Penuelas et al. 2010). Mencionan que las plantas tienen disponibilidad limitada de recursos en el suelo, por lo que estarán limitados los nichos disponibles en función de la cantidad y proporción de recursos disponibles.
6. Eficiencia en el uso de recursos (Funk and Vitousek 2007; Tilman 1988). Esta hipótesis menciona que la invasibilidad en un sitio sucede cuando los recursos son abundantes (o han incrementado), lo que permite que nuevas especies puedan entrar y hacer uso de esta nueva disponibilidad. Sin embargo, en ecosistemas áridos o bajo estrés, la invasión de especies no puede explicarse en base a la abundancia de recursos, pero puede ser entendida en base a una mayor eficiencia en el uso de los recursos limitantes (Funk y Vitousek 2007).

Desde la perspectiva de manipulación de las proporciones de recursos con el fin de prevenir la invasibilidad, otros autores utilizan este manejo de proporciones de recursos para el control de especies indeseables (i.e. manipulación de la suplementación de recursos con el fin de afectar las interacciones competitivas).

7. Imbalance evolutivo. Menciona que en una región (ecosistema?) existen regiones tanto de alto como bajo potencial genético, por lo que linajes independientes con tamaños de poblaciones grandes pueden establecerse en la misma región.
8. Capacidad de rápido crecimiento. Menciona que el éxito de las invasoras se atribuye a su capacidad de rápido crecimiento bajo condiciones de aumento en la disponibilidad de los recursos (o abundancia de recursos), debido a la mayores tasas de captura de carbono en sitios con mayores nutrientes (Poorter and Navas 2003; Poorter et al. 1990). Esta hipótesis, de alguna manera similar a la de fluctuación de los recursos donde el éxito de las invasoras sucede cuando los recursos fluctúan (aumentan). Esto significaría que bajo condiciones de recursos limitantes, las exóticas no deberán ser favorecidas, lo que las mantendrá bajo control. Se ha encontrado que esta mayor habilidad para capitalizar la mayor disponibilidad de recursos por parte de especies con potencial invasor, se debió al incremento en el crecimiento y

acumulación de biomasa, mas que a la mayor plasticidad de atributos de captura de recursos, los que no fueron aparentemente responsables del mayor éxito de dichas especies.

Gonzalez et al. (2010) propone un modelo de Estequiometría Ecológica para explicar las invasiones biológicas, en el que considera aspectos esenciales de algunas de las hipótesis anteriores y propone que lo que determina que una especie sea una invasora exitosa es:

- 1) que los organismos no-nativos puedan cubrir sus demandas de N y P mediante un alto cociente (relación) C:nutriente-TER (bajo condiciones de limitación de nutrientes) o mayor secuestro del nutriente en comparación con las especies nativas (González et al. 2010);
- 2) que los organismos introducidos sean capaces de desplazar competitivamente a los nativos vía tasas de crecimiento mayores, y
- 3) que los organismos exóticos tengan proporciones de C:nutriente bajos y/o menos enemigos naturales presentes en el ambiente invadido.

Por lo tanto sugieren que las especies que no son invasoras exitosas, carecen de alguna de las tres mecanismos anteriores.

### ***Invasibilidad, disponibilidad y uso de recursos***

En estudios con invasoras, Gonzalez et al. (2010) encontraron que bajo condiciones de escasez de nutrientes, la eficiencia en el uso de los recursos se incrementa, y bajo condiciones de mayor disponibilidad de recursos, se debe esperar una mayor tasa de crecimiento y reproducción, aún con bajas proporciones de C:Nutrientes en los tejidos.

### ***Eficiencia en el Uso de recursos en plantas***

Dado el carácter autotrófico de las plantas, es pertinente asumir que las hojas, debido a la fotosíntesis, sean los órganos en los que la estequiometría de los recursos (nutrientes) sea mas importante. Así, las hojas de las plantas han desarrollado mecanismos que les permiten mantener concentraciones y proporciones de nutrientes relativamente constantes, a pesar de la disponibilidad de dichos recursos en el medio ambiente. El éxito de una especie de planta, por lo tanto, dependerá de su capacidad para mantener concentraciones de nutrientes óptimos para el desarrollo de sus funciones, a pesar de la existencia de niveles subóptimos de dichos recursos en el medio ambiente.

La estequiometría ecológica, y en particular la Homeostásis ecológica, esto es la capacidad de que el "consumidor" (planta) mantenga concentraciones adecuadas de nutrientes a partir de una fuente

suplementadora (o "sustrato"), deberá estar relacionada con la abundancia, dominancia y éxito competitivo de las especies. Yu et al. (2010) encontraron en pastizales de Mongolia que las especies con mayor homeostásis fueron las que tuvieron mayor cantidad y estabilidad en su biomasa y que los ecosistemas más productivos y estables tendieron a estar dominados por especies con mayor homeostásis. Aunque el estudio no determinó los mecanismos por los que las especies más homeopáticas llegan a ser las más dominantes, o por los que la comunidad modula las respuestas de los organismos a las variables ambientales, el estudio estableció que la estructura, funcionamiento y estabilidad de dichos ecosistemas de pastizal, predominantemente especies C3, fué debido a una mayor homeostásis estequiométrica de la comunidad.

Más recientemente, Yu et al. (2015) mostraron que la mayor dominancia de especies en una comunidad está dada por especies con homeostasis al N alta ( $> H_{ON}$ ), aunque en el largo plazo, debido al aumento de N (debido al incremento de fertilización de N, por el cambio global), las especies con menor Homeostasis ( $< H_{ON}$ ) pueden incrementar su abundancia en pastizales C4 de Norteamérica (Yu et al. 2015). Especies con mayor homeostasis al nitrógeno ( $> H_{ON}$ ), especies que funcionan adecuadamente con menor disponibilidad de N en el suelo, están relacionadas con tasas menores de crecimiento, mientras que aquellas con menor homeostasis ( $< H_{ON}$ ) se relacionan con especies con alta concentración de N en las hojas y mayores tasas de crecimiento.

Encontraron que  $H_{ON}$  estuvo relacionada con la productividad y funcionamiento, no así  $H_{OP}$ . Bajo condiciones de mayor variabilidad y menor disponibilidad de agua, encontraron también que las especies con mayor  $H_{ON}$  fueron menos susceptibles a la sequía, por lo que confieren mayor estabilidad a la comunidad.

Estos autores sugieren la hipótesis Homeostática en relación con la dominancia en las comunidades y sugieren que especies con homeostasis alta ( $> H_{ON}$ ) al recurso más limitan en el ecosistema, dominarán y conferirán mayor estabilidad a la comunidad. Una mayor eutroficación a largo plazo, pudiera suprimir especies con alta homeostasis a dicho nutriente y aumentar la dominancia de especies con  $< H_{ON}$  a dicho nutriente. Además, las especies con  $> H_{ON}$  serán menos sensibles a alteraciones de otros recursos, como agua, que seguramente impactarán los ecosistemas, debido al cambio global, lo que asegurará mayor estabilidad de ecosistemas con especies de  $> H_{ON}$  en el largo plazo.

### ***Uso de recursos en suelo***

Una diferencia importante de los ecosistemas terrestres es que el suelo constituye una matriz en la que se encuentran los recursos limitantes, como N y P, que promueve y mantiene la heterogeneidad espacial de los nutrientes y ciclos de nutrientes.

Las plantas terrestres han desarrollado al menos tres tipos de estrategias para optimizar el uso de nutrientes limitantes, 1) vía la resorcpción de nutrientes de las hojas antes de la abscisión (Killingbeck 1996); 2) Por diferencias en las tasas de recambio de hojas y 3) diferencias en la inversión relativa de C, N y P en la biomasa (Chapin 1980; Chapin and Kedrowski 1983). Entonces las plantas han evolucionado diferencias en la eficiencia de producción de biomasa por unidad de nutriente asimilado (NUE).

Analizando las diferencias elementales entre el follaje y la hojarasca, se ha podido escalar variables y flujos biogeoquímicos (McGroddy et al. 2004). El follaje representa un stock de C:N:P (kg/ha) que puede recambiar muy rápido y es sensible a las diferencias en inversión de los elementos. Por otro lado la hojarasca representa la mayor proporción de ciclaje de nutrientes de las plantas en el suelo y refleja limitantes en flujos internos al C:N:P.

Dichas relaciones entre stocks y flujos permiten plantear diferentes modelos que describen la relación de la inversión fisiológica para nutrientes determinados (McGroddy et al. 2004). 1) cuando es constante dicha inversión en relación con la biomasa o producción, la pendiente será isométrica (pendiente,  $m=1$ ). 2) cuando existe un incremento en la inversión de nutrientes conforme aumenta la biomasa o producción, la biomasa será mas rica en dicho recurso (modelo de concentración de nutrientes), aunque la eficiencia de uso de carbono (CUE; N:C) disminuirá conforme aumenta la biomasa o producción ( $m>1$ ); 3) el modelo de dilución de nutrientes sugiere que existe una disminución en la inversión de nutrientes conforme aumenta la biomasa o producción ( $m<1$ ), lo que sugiere que el aumento en la biomasa o producción puede aumentar independientemente de la suplementación de nutrientes, dada una mayor eficiencia de uso de nutrientes ( $>NUE$ ).

Dichos autores encontraron que las pendientes de N:C y P:C fueron  $>1$  en la hojarasca, lo que significa que la hojarasca incrementó la concentración de nutrientes conforme aumentó la biomasa o producción, aunque dichas pendientes mantuvieron  $m=1$  para el follaje. Sin embargo se encontró un patrón inverso en el bosque templado de coníferas con relaciones isométricas en la hojarasca para N:C y P:C, y  $m>1$  en el follaje, lo que significa que la concentración de nutrientes en el follaje de coníferas aumentó con la biomasa o producción en dichos bosques (McGroddy et al. 2004).

## Bibliografía

- Abbas M., Ebeling A., EOelmann Y., Ptacnik R., Roscher C., Weigelt A., Weisser W. W., Wilcke W., Hillebrand H. (2013) Biodiversity effects on plant stoichiometry. *PLoS ONE* 8:e58179.
- Arriaga L., A. E. Castellanos, E. Moreno, J. Alarcón. 2004. Potential ecological distribution of alien invasive species and risk assessment: A case study for buffel grass in arid regions of Mexico. *Conservation Biology* 18:1504-1514
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México
- Austin A. T., P. M. Vitousek. 2012. Introduction to a Virtual Special Issue on ecological stoichiometry and global change. *New Phytologist* 196:649-651
- Bazzaz F. A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:167-196
- Bracamonte JA, Tinoco-Ojanguren C, Coronado MES, Molina-Freaner F. (2017). Germination requirements and the influence of buffelgrass invasion on a population of *Mammillaria grahamii* in the Sonoran Desert. *J. Arid Environ.* 137: 50-59.
- Bravo-Peña LC, Castellanos AE. (2013). Tendencias del Índice de la Diferencia Normalizada de la Vegetación (NDVI) en el estado de Sonora. Implicaciones potenciales sobre el sector pecuario en el contexto del cambio climático. In: Sanchez-Flores E, Díaz-Caravantes RE (eds), *Aplicaciones de Percepción Remota y Análisis Espacial en la Evaluación del Uso del Territorio*. Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Cd. Juárez, pp. 245-283.
- Bravo-Peña LC, Doode-Matsumoto S, Castellanos-Villegas AE, Espejel-Carbajal I. (2010). Políticas rurales y pérdida de cobertura vegetal. Elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de praderas ganaderas. *Región y Sociedad* 22: 3-35.
- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen, and C. G. Stone. 1984. *Classification and Regression Trees*. Wadsworth International Group, Belmont, California, USA.
- Brenner JC, Franklin KA. (2017). Living on the Edge: Emerging Environmental Hazards on the Peri-Urban Fringe. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development* 59: 16-29.
- Camou E (ed). (1991). *Potrerros, Vegas y Mahuechis*. Gob. Est. Sonora, Hermosillo, Son
- Castellanos A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. M. Llano, D. Lopez, R. Mendez, J. C. Rodriguez, J. R. Romo, T. Sisk, G. Yanes. 2010. Impactos Ecológicos por el Uso del Terreno en el Funcionamiento de Ecosistemas Áridos Semi-Áridos de Sonora. In: Molina-Freaner F., T. R. Van Devender (eds) *Diversidad Biológica del Estado de Sonora*. CONABIO - UNAM., México, D. F., pp 157 - 186
- Castellanos A. E., G. Yanes, D. Valdéz-Zamudio. 2002. Drought - tolerant exotic buffel - grass and desertification. In: Tellman B. (ed) *Weeds Across Borders*. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, AZ
- Chapin F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260
- Chapin F. S., Kedrowski R. A. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga trees. *Ecology* 64:376 - 391
- Chavez, P. S., jr. . 1996. Image-based atmospheric corrections - Revisited and Improved. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 62:1025-1036.

- Christensen, J. H., et al. 2007. Regional Climate Projections. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al. Cambridge, UK., Cambridge University Press.
- Congalton, R. G. 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* 37:35-46.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Coppin, P., I. Jonckheere, K. Nackaerts, B. Muys, and E. Lambin. 2004. Review Article Digital change detection methods in ecosystem monitoring: a review. *International Journal of Remote Sensing* 25:1565-1596.
- Cuassolo F., E. Balseiro, B. Modenutti. 2012. Alien vs. native plants in a Patagonian wetland: elemental ratios and ecosystem stoichiometric impacts. *Biological Invasions* 14:179-189
- D'Antonio C. M., P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63-87
- Daehler C. C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:183-211
- De'ath, G., and K. E. Fabricius. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81:3178-3192.
- De la Barrera E. 2008. Recent invasion of buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) of a natural protected area from the southern Sonoran Desert. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:385-392
- Díaz S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Gunes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, f. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295 - 304
- Dijkstra F. A., E. Pendall, J. A. Morgan, D. M. Blumenthal, Y. Carrillo, D. R. LeCain, R. F. Follett, D. G. Williams. 2012. Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semiarid grassland. *New Phytologist* 196:807-815
- Ehrenfeld J. G. 2004. Implications of invasive species for belowground community and nutrient processes. *Weed Technology* 18:1232-1235
- Elser J. J., W. F. Fagan, A. J. Kerkhoff, N. G. Swenson, B. J. Enquist. 2010. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist* 186:593-608
- Evans R. D., R. Rimer, L. Sperry, J. Belnap. 2001. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications* 11:1301-1310.
- Foody, G. M. 2002. Status of land cover classification accuracy assessment. *Remote Sensing of Environment* 80:185-201.
- Franks, A., 2002. The ecological consequences of buffel grass *Cenchrus ciliaris* establishment within remnant vegetation of Queensland. *Pacific Conservation Biology* 8, 99–107
- Funk J. L., Vitousek P. M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446:1079-1081

- González A. L., Kominoski J. S., Danger M., Ishida S., Iwai N., Rubach A. 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? *Oikos* 119:779-790
- He J.-S., L. Wang, D. F. B. Flynn, X. C. Wang, W. Ma, J. Fang. 2008. Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia* 155:301-310
- Hinojo-Hinojo C, Castellanos AE, Rodriguez JC, Delgado-Balbuena J, Romo-León JR, Celaya-Michel H, Huxman TE. (2016). Carbon and Water Fluxes in an Exotic Buffelgrass Savanna. *Rangeland Ecology & Management* 69: 334-341.
- Jensen, J. R. 2005. Introductory digital image processing: a remote sensing perspective. Third edition. Pearson Prentice Hall Upper Saddle River NJ.
- Johnson D., A. Navarro. 1992. Zacate buffel y biodiversidad en el Desierto Sonorense. In: Moreno J. L. (ed) *Ecología, Recursos Naturales y Medio Ambiente en Sonora*. El Colegio de Sonora, Hermosillo, Son., pp 177 - 122
- Johnson D. G., A. Aguayo. 1973. Adaptación y producción de diez especies de zacates perennes bajo condiciones de temporal, en un matorral arbosufrutescente del estado de Sonora. In. CIPES, Hermosillo, Sonora
- Kerkhoff A. J., B. J. Enquist, J. J. Elser, W. F. Fagan. 2005. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography* 14:585-598
- Killingbeck K. T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77:1716 - 1727
- Lu, D., P. Mausel, E. Brondizio, and E. Moran. 2004. Change detection techniques. *International Journal of Remote Sensing* 25:2365-2407.
- Mack M. C., C. M. D'Antonio. 2003. Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecological Applications* 13:154-166
- Martin-R., Cox, j.r., Ibarra-F. Call., 1995. Climatic effects on buffelgrass productivity in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management* 48:60-63.
- McDonald CJ, McPherson GR. (2013). Creating hotter fires in the Sonoran Desert: Buffelgrass produces copious fuels and high fire temperatures. *Fire Ecology* 9: 26-39.
- McGroddy M. E., Daufresne T., Hedin L. O. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology* 85:2390-2401
- McIvor, J., 2003. Competition affects survival and growth of buffelgrass seedlings – Is buffelgrass a colonizer or an invader? *Tropical Grasslands* 37, 176–178.
- McLaughlin SP. (1985). Economic prospects for new crops in the Southwestern United States. *Econ. Bot.* 39: 473-481.
- McLaughlin SP, Bowers JE. (1982). Effects of wildfire on a Sonoran Desert plant community. *Ecology* 63: 246-248.
- McLaughlin SP, Kingsolver BE, Hoffmann JJ. (1983). Biocrude production in arid lands. *Econ. Bot.* 37: 150-158.
- Mendoza R., Alfaro E., Cudmore B., Orr R., Fisher J. P., Contreras-Balderas S., Courtenay W. R., Koleff-Osorio P., Mandrak N., Álvarez-Torres P. 2009. Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. *Test cases for the snakeheads (Channidae) and armored catfishes (Loricariidae) in North American inland waters. Commission for Environmental Cooperation Montreal. Quebec*
- Mooney H. A., R. J. Hobbs (eds). 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Washington

- Morales-Romero D, Godinez-Alvarez 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. *J. Arid Environ.* 77: 123-129.
- Mozdzer T. J., J. P. Megonigal. 2012. Jack-and-Master trait responses to elevated CO<sub>2</sub> and N: A comparison of native and introduced *Phragmites australis*. *PLoS ONE* 7:e42794
- Nabhan GP. (1985). Native crop diversity in aridoamerica: Conservation of regional gene pools. *Econ. Bot.* 39: 387 - 399.
- Nijls I., A. Milbau, L. Seidlova. 2004. New methodologies for analyzing and predicting alien plant invasions from species and ecosystem traits. *Weed Technology* 18:1240-1245
- Notaro, M., A. Mauss, et al. 2012). "Projected vegetation changes for the American Southwest: combined dynamic modeling and bioclimatic-envelope approach." *Ecological Applications* 22(4): 1365-1388.
- Oren R., D. S. Ellsworth, K. H. Johnsen, N. Phillips, B. E. Ewers, C. Maier, K. V. R. Schafer, H. McCarthy, G. Hendrey, S. G. McNulty, G. G. Katul. 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Nature* 411:469-472
- Peñuelas J., Sardans J., Llusia J., Owen S. M., Carnicer J., Giambelluca T. W., Rezende E. L., Waite M., Niinemets U. 2010. Faster returns on 'leaf economics' and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species. *Global Change Biology* 16:2171-2185
- Pheloung, P. C., P. A. Williams, S. R. Halloy. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* 57: 239-251.
- Poorter H., Navas M. L. 2003. Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157:175-198
- Poorter H., Remkes C., Lambers H. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rates. *Plant Physiology* 94::621 - 627
- Romo-Leon, J. R. 2011. Examining Trends in Post-Disturbance Ecosystem Dynamics in the Southwestern United States and Northwestern Mexico Using Remote Sensing Time-Series Data and Land Cover Change Detection. University of Arizona, Tucson.
- Sardans J., A. Rivas-Ubach, J. Peñuelas. 2012. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:33-47
- Saucedo-Monarque E., E. García-Moya, A. E. Castellanos, J. L. Flores-Flores. 1997. La riqueza, una variable de respuesta de la vegetación a la introducción del zacate buffel. *AgroCiencia* 31:83-90
- Schwartz, M. 2004. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers.
- Singh, A. 1989. Review Article Digital change detection techniques using remotely-sensed data. *International Journal of Remote Sensing* 10:989 - 1003.
- Sjöström, M., M. Zhao, et al. 2013). "Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data." *Remote Sensing of Environment* 131(0): 275-286.
- Sterner R. W., J. Elser. 2002. *Ecological Stoichiometry. The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, N. J.

- Tilman D. 1988 *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, New Jersey
- Tinoco-Ojanguren C, Reyes-Ortega I, Sánchez-Coronado ME, Molina-Freaner F, Orozco-Segovia A. (2016). Germination of an invasive *Cenchrus ciliaris* L. (buffel grass) population of the Sonoran Desert under various environmental conditions. *South African Journal of Botany* 104: 112-117.
- Tjelmeland AD, Fulbright TE, Lloyd-Reilley J. (2008). Evaluation of Herbicides for Restoring Native Grasses in Buffelgrass-Dominated Grasslands. *Restor. Ecol.* 16: 263-269.
- Tso, B., and M. P. Mather. 2009. *Classification Methods for Remotely Sensed Data*. Second edition. Taylor & Francis, Broken Sound Parkway, NW.
- Tu, M., 2002. Element Stewardship Abstract for *Cenchrus ciliaris* L. The Nature Conservancy. (<http://tncweeds.ucdavis.edu/esadocs/documnts/cenccil.pdf>)
- Wright J. P., S. Naeem, A. Hector, C. Lehman, P. B. Reich, B. Schmid, D. Tilman. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9:111 – 120
- Van Devender, T.R., Felger, R.S., Burquez, A., 1997. *Exotic Plants in the Sonoran Desert Region: Arizona and Sonora, California* Exotic Pest Plant Council Annual Symposium.
- Velázquez-Martínez M, Hernández-Guzmán F, Cervantes-Becerra JF, Gámez-Vázquez HG. (2015). Establecimiento de pastos nativos e introducidos en zonas semiáridas de México. In: INIFAP (ed). INIFAP, México, D.F., p. 36.
- Villa-Reyes F, de la Barrera E. (2016). Environmental cues for germination of the invasive bunch grass *Pennisetum ciliare* (L.) Link. *Acta Physiologiae Plantarum* 38: 156.
- Villarreal, M. L., W. J. D. Van Leeuwen, y J. R. Romo-Leon. 2012. Mapping and monitoring riparian vegetation distribution, structure and composition with regression tree models and post-classification change metrics. *International Journal of Remote Sensing* 33:4266-4290.
- Yu Q., Q. Chen, J. J. Elser, N. He, H. Wu, G. Zhang, J. Wu, Y. F. Bai, X. Han. 2010. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters* 13:1390-1399.
- Yu Q., Wilcox K., Pierre K. L., Knapp A. K., Han X., Smith M. D. 2015. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology* 96:2328-2335

## **Reconocimientos - Agradecimientos**

En la ejecución y elaboración de este trabajo participaron de manera activa y entusiasta:

Dr. José M. Llano Sotelo      Técnico de laboratorio

Biol. Diana E. Moreno E.      Técnico y Estudiante

Biol. Ignacio Machado      Estudiante

M.C. Carolina Trujillo L.      Estudiante

M.C. Ana Karen Bustamante      Estudiante

Biol. José Emilio López      Estudiante

Agradecemos además el apoyo desinteresado de: M.C. Romeo Méndez, M.C. César Hinojo y Biol. Fabiola Gandarilla