

Selección de germoplasma de zacate navajita con diferente historial de uso en Jalisco, México

Germplasm selection of blue grama with different livestock grazing histories in the State of Jalisco Mexico

Tulio Arredondo Moreno^a, Elisabeth Huber-Sannwald^a, Edmundo García Moya^b, Moisés García Holguín^c, Gerardo Armando Aguado Santacruz^d

RESUMEN

Los mecanismos de adaptación de las plantas a los factores ambientales se manifiestan en sus rasgos morfológicos, fisiológicos y de crecimiento. La identificación de estos rasgos en especies de gramíneas nativas permite identificar germoplasma con características particulares de tolerancia a estrés o de alto rendimiento. En este estudio se examinaron divergencias morfológicas, de asignación de biomasa y de crecimiento de dos poblaciones del zacate navajita (*Bouteloua gracilis*) relacionadas con historiales de pastoreo contrastantes (sobrepastoreo vs pastoreo moderado) como un primer paso para identificar material genético sobresaliente. De cada población se examinaron 20 individuos que crecieron en condiciones controladas, y se evaluaron las siguientes variables; asignación de biomasa, altura, área foliar, anchura de hojas, área basal, área foliar específica, contenido de materia seca y mortalidad de tallos. La comparación de los rasgos entre las dos poblaciones examinadas mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) sólo para el índice del área foliar, contenido de materia seca en hojas, tasa de iniciación de vástagos y número de tallos muertos. En contraste, la comparación entre genotipos mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) para todos los rasgos examinados a excepción del grosor de las hojas. Las diferencias que se observaron en los rasgos morfológicos, de asignación y de crecimiento sugieren que existe la posibilidad de identificar germoplasma tanto a nivel de genotipo como poblacional con características de alto rendimiento o resistencia a condiciones de estrés, y que ofrezca alternativas para la rehabilitación de pastizales degradados.

PALABRAS CLAVE: *Bouteloua gracilis*, Sobrepastoreo, Estrategias de crecimiento, Germoplasma, Rehabilitación de pastizales.

ABSTRACT

Natural selection in plant populations is reflected in morphological, physiological and growth characteristics. Identification of these traits in native grass populations allows detecting germplasm with characteristics such as stress tolerance and high yield. In this study, morphological differences, biomass allocation and growth traits of two *Bouteloua gracilis* populations were studied in populations collected in sites with dissimilar grazing histories (overgrazing and moderate grazing) in order to identify outstanding genetic material. Twenty individuals (genotypes) *per site* were grown under controlled conditions and evaluated for biomass allocation, height, leaf area, leaf width, basal area, specific leaf area, dry matter, tillering rate and tiller mortality). Trait comparison between populations of the two sites showed significant differences only for specific leaf area, leaf dry matter content, tillering rate and number of dead tillers ($P < 0.05$). However, comparison between genotypes showed significant differences ($P < 0.05$) for all traits except leaf thickness. Since we observed differences in several traits that are related to site conditions may suggest the possibility to use ecological screening to identify genotypes and populations, for rangeland rehabilitation purposes.

KEY WORDS: *Bouteloua gracilis*, overgrazing, growth strategies, germplasm, rangeland rehabilitation.

Recibido el 13 de diciembre de 2004 y aceptado para su publicación el 31 de mayo de 2005.

^a División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales; Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, Apdo. Postal 3-74 Tangamanga 78231, San Luis Potosí, SLP. Fax: 444-8342010, tulio@tipicyt.edu.mx. Correspondencia al primer autor.

^b Programa de Botánica Campus/Montecillo, Colegio de Postgraduados.

^c Campo Experimental Sierra de Chihuahua. INIFAP-CIRNOC

^d Campo Experimental Bajío. INIFAP-CIRCE

Este estudio fue financiado por CONACYT como parte de los proyectos con referencia No. 25667B y 42628

INTRODUCCIÓN

Los pastizales semiáridos representan uno de los principales tipos de vegetación en la República Mexicana, con una área estimada que oscila entre el 9 y 11 % de la superficie del país^(1,2). Por su extensión, el pastizal mediano es sin duda, dentro de México, el más importante de todos los tipos de pastizal. Su distribución se extiende desde el sur de Canadá hasta los estados de Jalisco y Guanajuato, mostrando variaciones en la composición de especies, aunque siempre el zacate navajita (*Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud.⁽³⁾) actúa como la especie clave. El zacate navajita es una especie que evolucionó bajo fuertes presiones ambientales como, pastoreo por ungulados (ej. bisonte), sequías frecuentes y fuegos naturales periódicos, de ahí que muestre adaptaciones a estos factores ambientales.

Estas adaptaciones se manifiestan en los rasgos morfológicos, químicos, fisiológicos y de crecimiento, algunos de los cuales parecen sintetizar las estrategias de crecimiento de las plantas, además de que pueden ser medidos con facilidad. Varios estudios refieren que las poblaciones de gramíneas sometidas a alta intensidad y frecuencia de pastoreo adoptan formas postradas, ángulos horizontales en sus láminas foliares, altas tasas de producción de vástagos, bajo contenido de materia seca y alta área foliar específica^(3,4,5), características que se propone están controladas genéticamente⁽⁶⁾.

En México, la conversión de pastizales a terrenos agrícolas de temporal ha sido el principal factor para su extinción^(2,7,8). Además, los cambios en los regímenes de pastoreo y del fuego, otras dos formas preponderantes de cambio en el uso de la tierra⁽⁹⁾, han contribuido de manera importante para producir deterioro y cambios en la composición de especies. Evaluaciones recientes han estimado pérdidas de hasta 19 % en la superficie de los pastizales del país en los últimos tres décadas⁽²⁾. En algunas regiones las pérdidas alcanzan valores de hasta el 60 % de la superficie, como por ejemplo en la subprovincia geográfica de los Llanos de Ojuelos⁽¹⁰⁾ o en el estado de San Luis Potosí⁽¹¹⁾, siendo la situación muy similar para otros Estados de la República que albergan pastizales.

INTRODUCTION

Semiarid rangelands constitute one of the main vegetation types in Mexico, covering between 9 and 11 % of Mexico^(1,2). Semiarid grasslands are distributed from southern Canada to the States of Jalisco and Guanajuato in Mexico. Along this gradient, grasslands exhibit differences in species composition, although *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. ex Steud⁽³⁾ is considered as the key specie. This grass has evolved under strong selection pressure from grazing by ungulates, drought and fire.

Several morphological, chemical, physiological and growth characteristics that also identify the growth strategies of plants are the result of this evolutionary process and some of them are relatively easy to measure. Several studies make reference to the fact that grass populations subjected to overgrazing adopt prostrate forms, horizontal angles in leaves, high tillering rates, low dry matter content and high specific leaf area^(3,4,5). These traits are suggested are under genetic control⁽⁶⁾.

In Mexico, change in land use from rangelands to rain fed agriculture has caused the disappearance of large areas^(2,7,8). In addition, changes in fire and grazing regimes, two predominant forms of land use change⁽⁹⁾ have contributed to alter the composition of rangelands and their deterioration. Recent evaluations have estimated losses of up to 19 % of total rangeland area in Mexico in the last three decades⁽²⁾. In some regions, such as Los Llanos de Ojuelos in Jalisco⁽¹⁰⁾, rangeland destruction has reached 60 % of estimations 40 years ago. This has also been registered in neighbouring areas of San Luis Potosí⁽¹¹⁾ and similar to rangelands in other States.

Owing to the high degree of deterioration, it is urgent to initiate with restoration programs in the semiarid grasslands. To achieve this goal, one first step includes the production of appropriate germplasm. Identification of native genetic material should be considered from two angles, one being identifying outstanding individuals with respect to their tolerance to adverse environmental factors or with respect to their productivity. The other alternative includes to identifying populations who

Dado el alto deterioro, es urgente la restauración de áreas de pastizal, y para ello se requiere la generación de germoplasma. La exploración de material genético de gramíneas nativas puede considerarse desde dos perspectivas; una en donde se identifiquen individuos superiores en cuanto a su resistencia a factores ambientales, o su productividad, para el eventual desarrollo de variedades mejoradas, y otra, en la cual se identifiquen poblaciones que exhiban además de adaptaciones a condiciones ambientales particulares una amplia variabilidad genética, lo cual asegura la persistencia de la especie ante eventos catastróficos.

En el presente estudio se examinaron dos poblaciones de zacate navajita que han sido sujetas a regímenes de pastoreo contrastante por al menos 70 años. El objetivo del estudio fue el de identificar rasgos morfológicos y de crecimiento divergentes tanto a nivel de genotipo como de población, relacionados con el historial de pastoreo. La expectativa es que estos rasgos morfológicos, de asignación de biomasa y de crecimiento, estén relacionados con características que otorgan resistencia a estrés (ej. pastoreo, sequía, etc.) o mayor capacidad de crecimiento. El estudio pretende establecer un marco, el cual se base en sondeos de individuos y poblaciones de especies nativas, como un paso preliminar para evaluar material genético para su posterior selección y propagación. La hipótesis del estudio propone que existe diferenciación en rasgos morfológicos y de crecimiento entre individuos de sitios sometidos a regímenes de pastoreo contrastante. De esta forma, se espera que las plantas provenientes del sitio sobrepastoreado exhiban mayor velocidad de recuperación (crecimiento) y menor asignación de biomasa a tejido foliar, así como también menor diversidad genética morfológica en el sitio sobrepastoreado⁽⁴⁾.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectó semilla de zacate navajita en dos localidades de la subprovincia geográfica de los Llanos de Ojuelos, la cual alberga la zona de pastizal mediano abierto en su distribución más meridional de Norteamérica. La región se localiza a 2,200 msnm, con precipitación promedio anual entre 350

show besides ability to adapt to special environmental factors, wide genetic variability, which should assist in the persistence of the species.

In this paper, two blue grama populations with different grazing histories for at least 70 years were studied. The objective was identifying differing morphological and growth traits, both in genotypes and in populations, related to their grazing history. It was expected that these morphological traits, biomass allocation and plant growth were related to characters that confer tolerance to stress (e.g. grazing, drought, etc.) or related to high growth rates. The present study hopes to set guidelines based on easy monitoring techniques to identify individuals and populations of native species as a previous step to evaluating genetic material for later selection and propagation. Our hypothesis was that different grazing histories induced differences between populations in morphological and growth traits. According to this, plants from the overgrazed site should show faster regrowth and lower allocation of biomass to leaves besides showing lower morphological genetic diversity⁽⁴⁾.

MATERIALS AND METHODS

Blue grama seed was collected in two sites at the sub-province Los Llanos de Ojuelos that correspond to the southernmost part of the North American graminetum. The site is located at 2,200 m above sea level presenting between 350/450 mm annual rainfall. The physiography consists mainly of prairies and rolling hills with predominantly sandy loam soils. A detailed description is available in a previous study⁽¹²⁾. The two sites show different grazing histories for the last 70 years^(12,13). One site is in a commune property (Ejido Vaquerías, Ojuelos, Jalisco), subjected to overgrazing by bovines and horses yearlong, which has resulted in biomass removal near to ground level, catastrophic losses of grass cover (> 90 % of bare soil), and invasion of short woody species (e.g. *Isocoma veneta* (Kunth) Greene). The other site, originally a private property, is part of INIFAP's Vaquerías Experiment Station ever since 1978. It has maintained a moderate grazing showing much better plant cover and productivity. From the moment the

y 450 mm. La fisiografía consiste en llanuras y lomeríos suaves con predominio de suelos limo-arenosos. Una descripción detallada del sitio es proporcionada en un estudio previo del área⁽¹²⁾. Las dos localidades de colecta se caracterizan por mostrar un historial de pastoreo contrastante de por lo menos 70 años^(12,13). Una localidad es un predio ejidal (Ejido Vaquerías, Mnpio. Ojuelos, Jal), el cual mantiene sobrepastoreo por bovinos y équidos a lo largo del año, lo cual ha resultado en la remoción de biomasa casi al nivel de suelo, y pérdidas catastróficas de la cobertura de gramíneas (> 90% suelo desnudo), así como invasión de arbustos [ej. *Isocoma veneta* (Kunth) Greene]. La otra localidad, originalmente una propiedad privada, se convirtió en Estación Experimental en 1978 (CE Vaquerías-INIFAP), de tal suerte que ha mantenido un pastoreo moderado y periodos de recuperación desde épocas coloniales. A partir de la conformación del ejido (aproximadamente en 1930), el manejo y utilización del pastizal de ambos sitios comenzó a diferir, con sobrecarga y utilización todo el año por parte del ejido y cargas moderadas y periodos de recuperación en la propiedad privada/estación experimental. Las divergencias en historial de pastoreo entre los dos sitios son la causa de diferencias reportadas en composición de especies, productividad, y resiliencia⁽¹²⁾ y además en diferencias de la diversidad genética⁽¹³⁾.

El estudio involucró la comparación de los atributos poblacionales y de genotipos de individuos provenientes del sitio "Ejido" y del sitio la "Estación". Para realizar la comparación, en el verano de 1998 se realizaron colectas de inflorescencias de zacate navajita en forma aleatoria. Las colectas se realizaron, dentro de áreas protegidas de 1 ha localizadas en cada uno de los sitios. La colecta involucró la obtención de inflorescencias de 40 plantas/sitio, tratando de abarcar toda el área, a fin de obtener una muestra representativa de la variabilidad genética de la población. La colecta se realizó dentro de las áreas protegidas, en virtud de que en el sitio Ejido no se localizaron plantas con inflorescencia por causa del sobrepastoreo. Las semillas se extrajeron de las inflorescencias y éstas fueron germinadas en cajas Petri en el invernadero del departamento de Ciencias de Praderas y Forrajes

ejido was established in the early 1930's rangeland management and use differed between sites. Different grazing histories for both sites account for differences in species composition, productivity and resilience⁽¹²⁾ and also in genetic diversity⁽¹³⁾.

The present study included the comparison of population attributes and genotypes of plant material collected at two sites "Ejido" and "Station". Blue grama inflorescences were collected at random in 1998 in protected 1 ha areas within each site, from 40 individuals per site. The collection had to be carried out in the protected areas because no inflorescences were available at the "Ejido" due to overgrazing. Seeds were extracted from the inflorescences and germinated in Petri dishes in the greenhouse at the Pasture and Forage Department, Technical University of Munich, Germany. Eight seedlings were selected at random from each of the 40 plants collected. Seedlings were transplanted to pots filled with a mixture of sand and organic soil (50:50) and grown for four additional months. Afterwards, 20 individuals were selected at random from the 160 seedlings available from each site, and allowed to grow for 9 months before propagation. This growth period in similar conditions contributed to reduce effects due to the original site⁽⁵⁾ (maternal effect) which could potentially affect genotypic responses.

Vegetative propagation for each of the 40 "genotypes" was carried out in 1.5 kg pots filled with sand (It is suggested in another study were DNA profiles were compared using AFLP's, that each plant is a different genotype). From each genotype 10 replications were obtained. These were kept for one month under greenhouse conditions and moved afterwards to growth chambers exhibiting the following conditions; 35/45 % relative humidity, 30/18 °C day/night temperature and 16 h daylight apportioned by fluorescent lamps (PPF between 390 and 430 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hoagland's nutrient solution at 25 % concentration was applied every day.

From establishment in the growth chamber, vegetative and reproductive tillers of each individual were counted monthly. After the second tiller count (30 d after transplant), we applied a heavy defoliation treatment (90 % of aboveground

de la Universidad Tecnológica de Munich, Alemania. De las plántulas germinadas para cada una de las 40 plantas colectadas, se seleccionaron ocho plántulas de forma aleatoria, las cuales se transplantaron en macetas que contenían una mezcla de arena y suelo orgánico (50:50) donde crecieron por cuatro meses. Posteriormente, de las 160 plántulas por localidad se seleccionaron aleatoriamente 20 individuos, y estos crecieron por otros nueve meses antes de propagarse vegetativamente. Este periodo de crecimiento en condiciones similares, ayudó a reducir cualquier efecto de sitio⁽⁵⁾ (efecto materno) que pudiera potencialmente confundir los efectos genotípicos.

La propagación vegetativa se realizó con cada uno de los 40 individuos "genotipos" (en un trabajo adicional en el que se compararon los perfiles de ADN mediante la técnica de AFLP's, se sugiere que cada planta es un genotipo distinto, Arredondo *et al.*, sin publicar), en macetas de 1.5 kg conteniendo arena. De cada genotipo se obtuvieron 10 repeticiones, las cuales permanecieron un mes más en el invernadero, para posteriormente transferirse a cuartos de crecimiento que mantuvieron las siguientes condiciones ambientales: humedad relativa de 35 a 45 %, relación de temperatura diurna/nocturna de 30/18 °C, y un fotoperiodo de 16 h con luz proporcionada por lámparas fluorescentes (densidad del flujo fotónico entre 390 y 430 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), además se les suministró diariamente solución nutritiva de Hoagland a un cuarto de su concentración.

A partir de la propagación, mensualmente se contó el número de vástagos vegetativos y reproductivos de cada individuo. Después del segundo recuento de vástagos (30 días después del trasplante), se aplicó un tratamiento severo de defoliación (90 % remoción de la parte aérea) a todas las plantas, simulando los niveles de pastoreo observados en el Ejido. Este tratamiento se realizó para favorecer la expresión de las respuestas de recuperación a pastoreo, mientras que la intensidad de defoliación se estableció a raíz de informes que indican que el zacate navajita no muestra respuesta a niveles moderados de defoliación⁽¹⁴⁾. El número de vástagos se continuó registrando durante los tres meses siguientes a la aplicación del tratamiento de

material) to simulate "Ejido" grazing regimes. This was done to favour the expression grazing resistance responses. In addition, there are reports that indicate that blue grama does not show responses to moderate defoliation⁽¹⁴⁾. Tiller production was recorded for three months after the defoliation treatment. At the end of the study plant height measured from the crown to the average point of leaf concentration was recorded. Plants were harvested and dissected into leaf sheaths and blades. Leaf area was recorded using a leaf area meter (LI-3100, LI-COR Inc.), leaf width was measured also in two blades. Other variables recorded included: fresh and dry leaf biomass (g), reproductive and vegetative biomass (g) and base area (cm^2) obtained through digital photography and analysis with SigmaScan v1.2 SPSS software. Also, the following variables were estimated; specific leaf area ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$; leaf area/leaf biomass), leaf dry matter content ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$; leaf dry/fresh weight), leaf thickness ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$; leaf area/leaf fresh weight, where leaf fresh weight is equal to leaf volume), leaf area index (LAI, leaf area/plant basal area) and tiller mortality rate (num. tillers after defoliation/num. tillers before defoliation).

The Shapiro-Wilks test was used to estimate deviation from the normal distribution as well as its corroboration through graphs of residuals⁽¹⁵⁾. Leaf tissue density, leaf width and dry matter allocated to reproductive structures did not show a normal distribution; therefore they were corrected by logarithmic transformation. Tiller production rate was analyzed with the repeated measures Anova using linear models (GLM Proc)⁽¹⁶⁾. Other plant traits, such as height, leaf area, vegetative and reproductive biomass, leaf width, base area, SLA, LAI, leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness and tiller mortality rate were studied using the same approach presented by Smith⁽⁶⁾. According to this, populations were compared for a specific morphological character with mixed models (Proc Mixed)⁽¹⁶⁾. The random factor (genotype) was considered as nested in the location and compared to the Z value. To estimate total genetic morphological variation inside populations a separate analysis for each site was performed when significant differences between genotypes were

Cuadro 1. Modelo mixto incluyendo el valor de F y el valor de probabilidad observado para los efectos fijos (Sitio), así como los componentes de varianza para los efectos aleatorios (genotipos y bloques)

Table 1. Mixed model including F value, and observed probability for fixed factors (Site) and variance components for random effects (genotype and blocks)

Trait	Site	Genotype(S)	Block (B)	S x B	Residual
HGT	0.01 (0.97)	0.0041	0.0001	0	0.0015
#R	0.06 (0.81)	2.2104	0.0958	0	3.1177
SLA	3.31 (0.06)	1.0555	0.8407	0.0021	2.1059
LDMC	9.65 (0.003)	0.0004	0	0	0.0012
LTH	0.04 (0.81)	0.0008	0.0008	0	0.0028
VB	0.00 (0.98)	3.4184	0.4833	0.0045	3.7078
RB	0.01 (0.91)	0.0222	0.0017	0	0.0296
LAI	5.04 (0.036)	0.0129	0.0055	0	0.0685
AB	0.01 (0.92)	2.8029	0.8923	0	5.0144
DT	4.01 (0.01)	0.0031	0.0219	0.0002	0.0511
R/V	0.04 (0.85)	0.0236	0.0006	0.0005	0.0389

Height (HGT), reproductive tillers (#R), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LTH), vegetative biomass (VB), reproductive biomass (RB), leaf area index (LAI), aboveground biomass (AB), number of dead tillers (DT), reproductive / vegetative biomass ratio (R/V).

defoliación. Al final del estudio se midió la altura de las plantas desde la base hasta donde se concentra la mayoría de las láminas foliares, posteriormente las plantas se cosecharon y se disectaron en fracciones de vaina y lámina foliares; para esta última se registró el área foliar (cm^2) mediante un integrador de área foliar (LI-3100, LI-COR Inc.) y la anchura de la lámina (mm, medida en dos láminas). Otras variables que se evaluaron fueron; biomasa fresca y seca de la lámina foliar, biomasa de estructuras reproductivas y vegetativas (g), y área basal de la planta (cm^2), la cual se obtuvo mediante fotografía digital y análisis con el software SigmaScan (v1.2 SPSS). De las variables básicas se derivaron las siguientes variables; área foliar específica ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$; área foliar /biomasa de hojas), densidad del tejido foliar ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$; peso seco/peso fresco de hojas), grosor de hojas ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, área foliar/ peso fresco de lámina foliar, en donde el peso fresco es equivalente al volumen de la hoja), índice de área foliar (IAF; relación de área foliar/área basal de la planta), y porcentaje de mortalidad de vástagos, el cual se estimó como la relación de vástagos después del tratamiento de defoliación con respecto al número de vástagos previo al tratamiento.

found⁽⁶⁾. From this analysis, total phenotypic variation due to genotype variation contribution was determined.

RESULTS

The results show that a large number of the morphological variables did not differ between the “Ejido” and the “Station” ($P > 0.05$, Table 1) despite of the contrasting grazing histories. Variables that exhibited significant differences between sites ($P < 0.05$) included; leaf dry matter content (LDMC), leaf area index (LAI), number of dead tillers following defoliation (DT) and marginally, specific leaf area (SLA). In general, plants coming from the “Ejido” showed higher values than those of “Station” for SLA, LAI and DT and lower values for LDMC (Table 2).

The variance test with the mixed model showed significant differences ($P < 0.01$) among the genotypes that survived the experiment⁽³²⁾ for all the traits, except leaf thickness (LT) (Table 1, Figure 1). In general, intra-population variation for each trait among genotypes was important. In this terms,

Para evaluar la desviación en las observaciones de una distribución normal, se utilizó la prueba de Shapiro-Wilks, así como la corroboración de la distribución normal usando gráficos de los residuales⁽¹⁵⁾. La densidad de tejido foliar, anchura de láminas y la asignación de materia seca a estructuras reproductivas no mostraron una distribución normal, por lo que se corrigió mediante transformación logarítmica. La tasa de producción de vástagos se analizó mediante un análisis de varianza de medidas repetidas utilizando modelos lineales (Proc GLM)⁽¹⁶⁾. Otros rasgos de la planta, tales como altura de la planta, área foliar, biomasa de estructuras reproductivas y vegetativas, anchura de lámina foliar, área basal, AFE, contenido de materia seca en hojas (CMSH), grosor de hojas, IAF y porcentaje de mortalidad de vástagos se analizaron siguiendo la misma aproximación presentada por Smith⁽⁶⁾. De esta forma, para un carácter morfológico particular, las poblaciones se compararon utilizando análisis de varianza de modelos mixtos que incluyen los dos sitios como factores fijos, y los genotipos (20/sitio) como el factor aleatorio. El factor sitio se comparó utilizando estimaciones restringidas de máxima-probabilidad usando pruebas de probabilidad de tipo (Proc Mixed)⁽¹⁶⁾. El factor aleatorio (genotipos), se consideró un factor anidado dentro de sitio y se comparó con la significancia del valor Z. Para estimar la variación genética morfológica total dentro de poblaciones, se realizó un análisis separado para los sitios respectivamente, cuando se detectaron diferencias significativas entre los genotipos⁽⁶⁾. De este análisis se determinó la contribución de la varianza de los genotipos a la varianza fenotípica total.

RESULTADOS

Los resultados muestran que gran parte de las variables morfológicas examinadas no exhiben diferencias significativas entre el Ejido y la Estación ($P > 0.05$, Cuadro 1) a pesar de las divergencias en historial de uso. De las variables que mostraron valores que difirieron significativamente entre sitios ($P < 0.05$) se encuentran el contenido de materia seca en hojas (CMSH), el índice de área foliar (IAF), el número de vástagos muertos después de la defoliación (VM) y marginalmente el área foliar

Cuadro 2. Valores promedio de los rasgos vegetales de grupos de plantas obtenidos en dos sitios con historial de uso contrastante

Table 2. Average values for several traits in two populations of blue grama that exhibit different grazing histories

Traits	Ejido	Station
HGT, cm	73.78 ^a	73.74 ^a
#R	1.29 ^a	1.16 ^a
SLA, m ² /kg	123 ^a	116 ^a
LDMC, g/g	0.34 ^b	0.36 ^a
LTH, g/m ²	41.7 ^a	41.5 ^a
VB, g	7.42 ^a	7.42 ^a
RB, g	0.16 ^a	0.15 ^a
LAI, m ² /m ²	11.5 ^a	8.8 ^b
AB, g	8.09 ^a	8.15 ^a
DT	6.03 ^a	4.41 ^b
R/V	0.11 ^a	0.12 ^a

ab Different letters within a column indicate significant differences ($P < 0.05$).

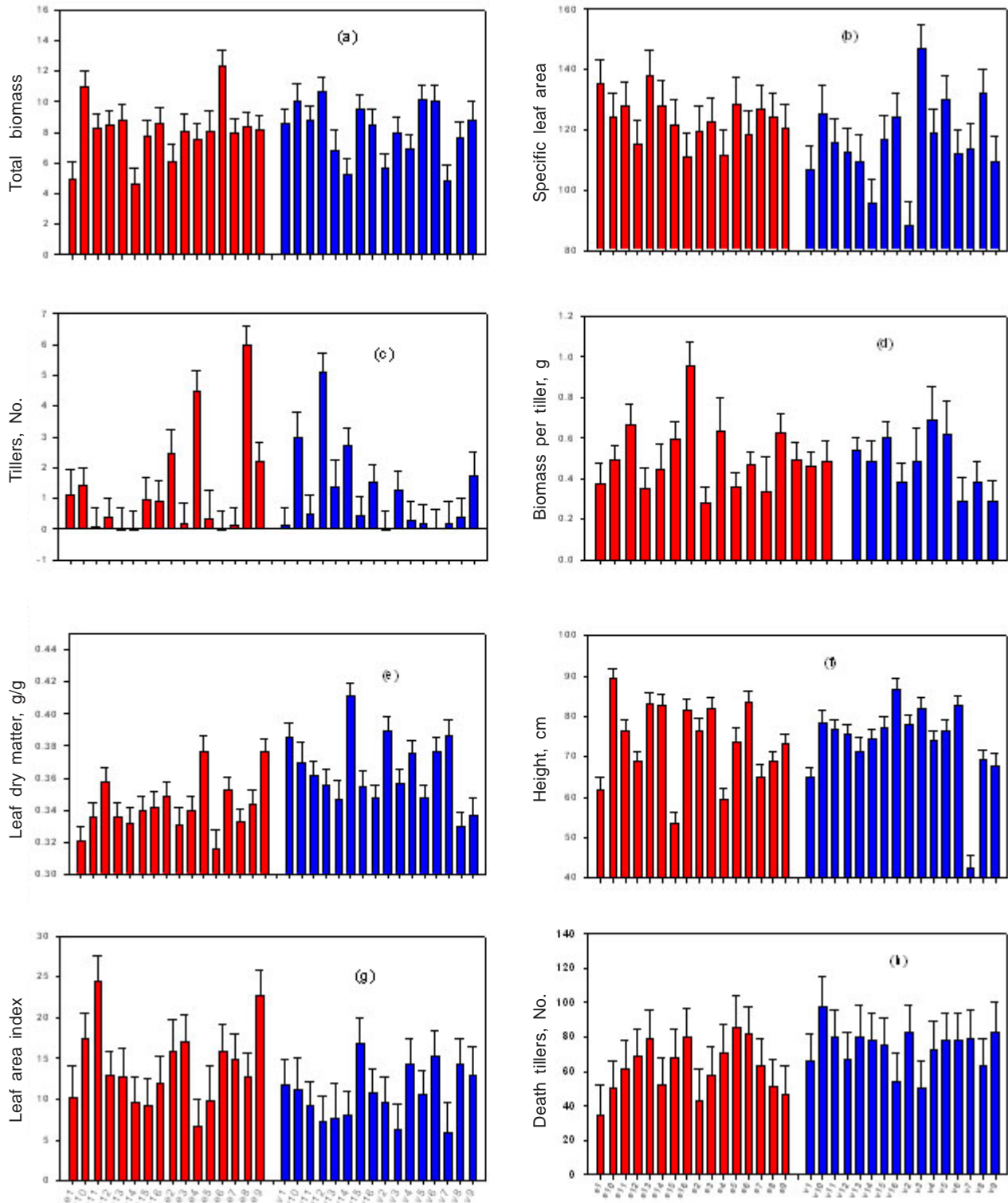
Height (HGT), reproductive tillers (#R), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LTH), vegetative biomass (VB), reproductive biomass (RB), leaf area index (LAI), aboveground biomass (AB), number of dead tillers (DT), reproductive / vegetative biomass ratio (R/V).

total biomass varied almost 300 % (E14 vs E6, Figure 1a), SLA ranged between 88 and 147 m²/g (V2 vs V3, Figure 1b), biomass for reproductive tillers showed differences near to 0.7 g (E15 vs E16, Figure 1d), LDMC showed differences of 01 g.g⁻¹ (E5 vs V14, Figure 1e), plant height doubled (V7 vs E11, Figure 1f), while the number of dead tillers following defoliation showed differences up to three times among genotypes (E1 vs V10, Figure 1h) and up to five times in LAI (V7 vs E11, Figure 1g).

In addition, individual response by genotypes showed large variability among several traits. For example, genotypes E10 and E6 (Figure 1a), that exhibited the highest biomass production, did not perform equally well in other traits except plant height (Figure 1d). In another case, genotypes V3

Figura 1. Valores promedio para 32 genotipos de zacate navajita de 8 rasgos examinados. Las barras sobre las columnas representan $1\pm ES$

Figure 1. Mean values for several traits of 32 blue grama genotypes. Bars on columns represent $1\pm ES$



específica (AFE). En términos generales las plantas provenientes del Ejido mostraron valores de AFE, IAF y VM más altos comparados a los de la estación; además, las plantas del Ejido mostraron valores más bajos de CSMH (Cuadro 2) que el observado en las plantas de la Estación.

El análisis de varianza del modelo mixto mostró diferencias significativas ($P < 0.01$) entre los genotipos que sobrevivieron hasta el final del estudio⁽³²⁾ para todos los rasgos examinados, a excepción del grosor de la hoja GH (Cuadro 1, Figura 1). En general, la variación intrapoblacional observada entre genotipos para cada uno de los rasgos examinados fue importante; de esta forma, la biomasa total varió casi en un 300 % (E14 vs E6, Figura 1a), el AFE varió de 88 a 147 g/m², (V2 vs V3, Figura 1b), el número de tallos reproductivos osciló entre 0 y 6 (Figura 1c), mientras la biomasa por tallo reproductivo se

and E13 that showed the lowest biomass investment in leaves (Figure 1b, high SLA) did not show an outstanding performance in other variables.

Tillering rate showed significant differences between sites ($P = 0.002$, time * site, Table 3), with higher tiller production in individuals from the “Station” (Figure 2, 55 vs 65 tillers, respectively) following defoliation. The ANOVA detected significant differences in tiller production between genotypes ($P < 0.001$, time * genotype_(site), Table 3). On average, the “Station” population showed the higher variability, with a range between 23 and 97 tillers compared to a range between 28 and 87 tillers for “Ejido” (Figure 3). Genotypes E7 and V9 produced the highest number of tillers following defoliation at the individual level.

Cuadro 3. Contribución de la varianza de los genotipos a la varianza fenotípica total (%)

Table 3. Contribution of genotype variance to the total phenotypic variance (%)

Traits	Ejido	Station
HGT	71**	72**
#R	43**	38*
SLA	11*	36**
LDMC	16*	34*
LTH	5	30*
VB	43**	47**
RB	47**	37*
LAI	17*	12
AB	32*	32*
DT	29*	17*
R/V	0	19*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, if component between SE (Z) is more than 0.

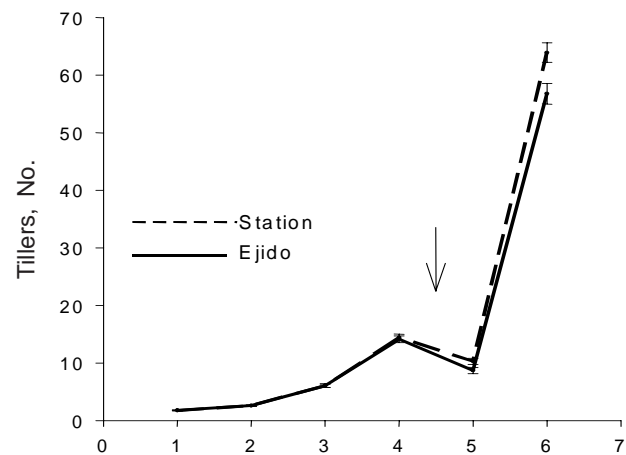
Height (HGT), reproductive tillers (#R), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LTH), vegetative biomass (VB), reproductive biomass (RB), leaf area index (LAI), aboveground biomass (AB), number of dead tillers (DT), reproductive / vegetative biomass ratio (R/V).

DISCUSSION

Previous studies have reported important differences between the sites we used to collect our plant material. The differences reported in these previous studies include; productivity and plant cover⁽¹²⁾,

Figura 2. Promedio del número de vástagos de zacate navajita en plantas colectadas en dos sitios con diferente historial de uso

Figure 2. Numbers of tillers collected in two sites of different grazing history



Arrow indicates defoliation treatment

diferenció entre sus valores extremos por casi 0.7 g (E15 vs E16, Figura 1d); por su parte el CMSH se diferenció por 0.1 g.g⁻¹ (E5 vs V14, Figura 1e), la altura de las plantas se duplicó (V7 vs E10, Figura 1f), además de que se observaron diferencias hasta por 5 veces en el IAF (V7 vs E11, Figura 1g) y tres veces más en el número de tallos muertos entre genotipos después de la defoliación (E1 vs V10, Figura 1h).

Así mismo, la respuesta individual de genotipos fue muy variable en los diferentes rasgos examinados. Por ejemplo, los genotipos denominados E10 y E6 (Figura 1a) los cuales mostraron la mayor producción de biomasa, a excepción de la altura de la planta (Figura 1d) no tuvieron igual desempeño en otros rasgos. En otro caso, los genotipos E13 y V3 los cuales mostraron la menor inversión de biomasa por unidad de área foliar (alto AFE, Figura 1b), no mostraron un desempeño excepcional para otra de las variables.

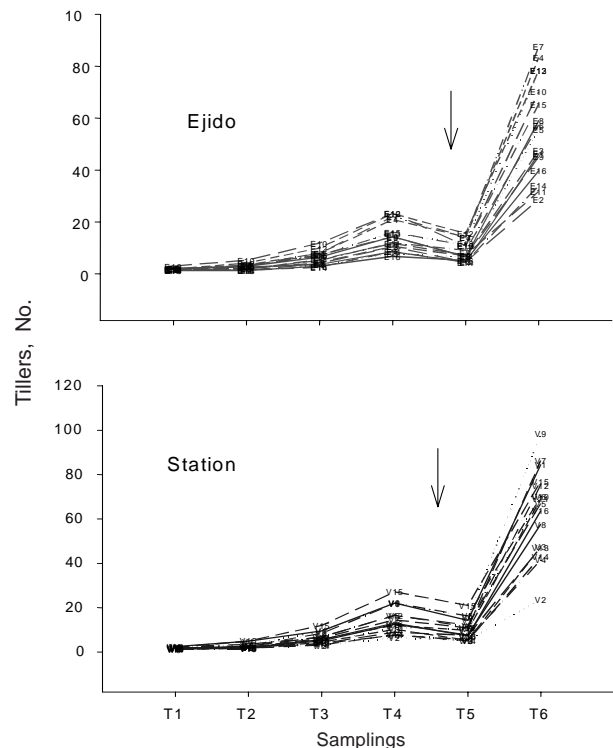
La tasa de producción de vástagos exhibió diferencias significativas entre la Estación y el Ejido ($P=0.002$, Tiempo X Sitio, Cuadro 3), con mayor producción de vástagos en individuos de la Estación, observable a partir de la aplicación del tratamiento de defoliación (Figura 2, 55 vs 65 vástagos, respectivamente). El análisis de varianza también detectó diferencias significativas en la producción de nuevos vástagos entre genotipos ($P<0.001$, Tiempo X Genotipo_(sitio), Cuadro 3). Las diferencias en la producción de vástagos se originaron, como en el caso anterior, a partir de la aplicación del tratamiento de defoliación. En promedio, la población de la Estación exhibió la mayor variabilidad con una amplitud que osciló entre 23 y 97 vástagos comparado con una amplitud entre 28 y 87 vástagos observado en el Ejido (Figura 3). A nivel Individual, los genotipos E7 y V9 fueron los que produjeron más tallos, sin embargo, esto sucedió hasta después de la aplicación del tratamiento de defoliación.

DISCUSIÓN

Estudios previos han consignado diferencias importantes entre los sitios de donde se colectó la

Figura 3. Valores promedio para 32 genotipos y su variación a lo largo de 6 muestreos (T1 - T6) en el número de vástagos producidos

Figure 3. Numbers of tillers collected in two sites during the six sampling periods (T1 - T6)



lignin content in leaf tissue⁽³⁾ and genetic diversity⁽¹³⁾. All of them attributed to differences in grazing history between the Ejido and the Station. Currently, differences between sites include productivities ranging between 80 - 220 kg ha⁻¹ in the “Ejido” compared to 800 - 1,200 kg ha⁻¹ for the Station. Plant cover reaches a 5 to 8 % in the “Ejido” compared to 28 to 40 % in the “Station”. Besides, blue grama contribution to total biomass is lower in the Ejido than in the Station. Physical soil characteristics are similar in both sites so the observed differences cannot be attributed to soil factors.

Although, in this study we observed similar averages for several traits between the blue grama individuals of the two populations, averaged values for tiller production, LAI, LDMC, number of dead tillers and marginally, SLA differed significantly between

semilla utilizada en el presente estudio, las cuales han identificado aspectos como: la productividad y cubierta vegetal del sitio⁽¹²⁾, el contenido de lignina en tejido foliar de los individuos de cada sitio⁽³⁾ y divergencias en diversidad genética⁽¹³⁾, y se han atribuido principalmente al historial de manejo de los sitios el cual comenzó a diferenciarse a partir de su conversión al régimen ejidal (aproximadamente hace 70 años), de tal suerte que se observan en la actualidad diferencias en productividad de 80 a 220 kg/ha en el Ejido contra 800 a 1,200 kg/ha de la Estación. En cubierta vegetal se observa de un 5 a 8 % en el Ejido comparado con 28 a 40 % de la Estación, además de observarse una menor contribución a la biomasa total del zacate navajita en el sitio ejido que en el sitio de la estación. Los aspectos físicos tanto del suelo como del clima son similares entre sitios, y las diferencias arriba reportadas no se pueden atribuir a estos factores.

Aunque en el presente estudio, se observaron valores muy similares en varios de los rasgos analizados entre las dos poblaciones de zacate navajita, también se observó que los valores promedio de producción de vástagos nuevos, IAF, CMSH, número de vástagos muertos y marginalmente AFE difieren significativamente entre poblaciones. En general, las divergencias en los rasgos anteriores muestran que las plantas del Ejido tienden a producir una mayor área foliar con menor asignación de materia seca a tejido foliar (IAF, AFE y CMSH). Esto confirma nuestra hipótesis y coincide con la predicción de que existirá una menor asignación de biomasa a tejido foliar en poblaciones sujetas a sobrepastoreo.

Las diferencias en intensidad y frecuencia de pastoreo a que fueron sujetas las poblaciones de ambos sitios, posiblemente han actuado como factor de selección natural, favoreciendo en el Ejido individuos que producen tejido foliar que requiere menor asignación de biomasa (bajo CMSH y alto IAF y AFE). Los resultados anteriores coinciden con otros estudios en los que se han examinado los rasgos morfológicos de poblaciones de gramíneas nativas expuestas a regímenes contrastantes de pastoreo^(4,5,14), y en los que se ha observado que los individuos de poblaciones intensamente pastoreadas muestran una menor asignación de materia seca a la producción de tejido foliar. Aunque

populations. In general, differences in these traits show that plants coming from the Ejido have a trend to produce larger leaf area that requires lower dry matter allocation to leaf tissue (LAI, SLA and LDMC). This confirms our hypothesis and is in coincidence with the prediction that overgrazed grassland populations should allocate less biomass to leaf tissues.

Differences in grazing pressure and frequency on populations of the two sites, most probably have acted as a natural selection factor favouring the traits mentioned above. Our results coincide with those obtained in other studies in which morphological traits were studied in native grass populations with different grazing histories^(4,5,14). Although differences in LAI, SLA and LDMC can also arise as a consequence of factors, such as competition and drought. However, in the Ejido site we consider that the effect of grazing was more intense than a selection factor derived from competition, drought and soil fertility.

It is a known fact that grazing pressure contributes to changes in population morphology and physiology. In grass populations subjected to overgrazing during long periods, plants have been reported to adopt several traits including prostrate growth, horizontal angles in leaf blades, increases in tillering rate, increases in leaf area and decrease in dry matter allocation^(17,18,19). Besides, in several common garden studies, grasses maintain morphological traits induced by grazing, a fact that suggests that these morphological traits have a genetic basis^(20,21,22).

In the present study, each mother plant (n=40) was considered as a unique genotype. This is based on a later study⁽²³⁾ in which DNA profiles were compared with molecular markers (AFLPs). In this case, no individuals were observed to share similar patterns in DNA bands, which suggests that each plant material conforms a distinct genotype.

Taking this into account and studying characteristics of individual genotypes we did not observe outstanding genotypes when all variables were considered. For example, the E6 genotype showed the highest aboveground biomass, however it also showed one of the lowest investments to reproductive

no se descarta que la diferenciación en CSMH, IAF y AFE haya surgido como resultado de efectos de selección por competencia y resistencia a sequía, se considera que el efecto de la presión de pastoreo en el Ejido es más intensa como factor de selección, que la ejercida por competencia, sequía o infertilidad del suelo.

En este sentido, se encuentra muy bien documentado que la presión de pastoreo en pastizales contribuye a cambiar las características morfológicas y fisiológicas de las poblaciones. Así, en poblaciones de gramíneas que han sido sujetas a pastoreo intenso por periodos prolongados, se ha observado que las plantas adoptan características que incluyen un crecimiento postrado, ángulo horizontal de láminas foliares, incrementos de la tasa de ahijamiento, incrementos en el área foliar específica y reducción en la asignación de materia seca a tejido foliar^(17,18,19). Además, en varios estudios de jardín común, se ha comprobado que los pastos retienen los rasgos morfológicos atribuibles al efecto de pastoreo, lo cual sugiere que estos rasgos morfológicos tienen una base genética^(20,21,22).

En el presente análisis, se consideró que cada una de las plantas incluidas en el estudio (n=40) constituyó un genotipo. Esto se basa en los resultados de un estudio posterior⁽²³⁾ al presente, en el cual se compararon perfiles de ADN utilizando marcadores moleculares (AFLP's, Amplified Fragment Length Polymorphism). En este estudio no se observaron individuos que compartieran patrones similares en el bandeo de ADN, lo cual se considera una buena indicación de que cada uno de los materiales representa un genotipo distinto.

A pesar de lo anterior y examinando las características de los genotipos, no se observó ningún genotipo que sobresaliera cuando se consideraron todas las variables evaluadas. Así por ejemplo, el genotipo denominado E6 exhibió las mayores valores de producción de biomasa aérea total, pero invirtió poco en la producción de estructuras reproductivas. Otro genotipo, el V14 mostró la mayor inversión de materia seca en tejido foliar (0.41), pero esto fue acompañado de los menores valores de AFS y producción de biomasa aérea.

structures. Another genotype, V14, exhibited the highest allocation to leaf tissue (dry matter content of 0.41) but the lowest SLA and aboveground biomass.

To develop new improved cultivars one needs to identify the rehabilitation or repopulation needs as the starting point⁽²⁴⁾. In accordance with these guidelines, plants that allocate less dry matter content to leaves and at the same time are more efficient in building leaf area (high SLA) generally do well in sites with higher fertility^(25,26). These traits are associated to species showing fast growth, higher yield and competition ability⁽²⁷⁾ and could be used as a criteria for selection. On the other hand, tissues with low dry matter content (low LDMC) in some cases favour higher tillering rates⁽²⁸⁾ which may contribute to greater grazing tolerance^(4,6,20,27). This could be used as an ecological criterion to select individuals exhibiting tolerance to heavily grazed conditions.

Using the present data, if the selection criteria is agronomic and the goal is to improve yield, the option would be to propagate genotypes such as E10, E6 and V12 based on their productivity or genotypes E1, E13 or V3 based on their efficiency to allocate biomass to leaves (SLA). On the other hand, if the environment is causing growth constraints, the criterion should consider resistant genotypes characterized by slow growth and high investment in tissue (E1, E4, V3, V7). These are traits typical from poor sites^(25,26,29).

On the other hand, in extreme and highly unpredictable environmental conditions germplasm with high genetic variability should be considered. In this experiment, contribution of genotype variance of each population (Table 3), did not show distinctively less genetic variability in the overgrazed site. In other studies^(13,23) it has been reported a loss of the genetic pool in key species subjected to heavy grazing.

Based on our results, we could initially recommend for revegetation in harsh environments germplasm from the Station site since a moderate grazing regime may have preserve a higher genetic pool in the population. It has been suggested that genetic

Para lograr el desarrollo de variedades o cultivares con características mejoradas, se tiene que partir de una definición de las necesidades para la rehabilitación o repoblación⁽²⁴⁾. De acuerdo a estos esquemas, las plantas que asignan de forma inherente menor contenido de materia seca a hojas y que al mismo tiempo son más eficientes en la construcción de área foliar (ej. valores más altos de AFE m²/g), por lo general prosperan en sitios de mayor fertilidad^(25,26), lo que determina que estos rasgos estén relacionados a especies de crecimiento rápido, mayor rendimiento y capacidad competitiva⁽²⁷⁾, por lo cual podría utilizarse como criterio agronómico de selección. Un tejido con baja inversión de materia seca (ej. bajo CMSH) favorece en algunos casos mayores tasas de producción de vástagos⁽²⁸⁾, lo cual puede contribuir a una mayor tolerancia al pastoreo^(4,6,20,27) y el cual puede ser un criterio ecológico que indique tolerancia a estas condiciones.

En el caso del presente estudio, si el criterio de selección fuera agronómico y nos interesara desarrollar variedades de mayor producción, la opción sería propagar genotipos como E10, E6 y V12 con base a su mayor productividad, o los genotipos E1, E13, o V3 por su mayor eficacia en la asignación de biomasa a hojas (AFE). Por otro lado, si las condiciones ambientales impusieran restricciones para el crecimiento, se podría pensar en genotipos de crecimiento lento que se caracterizan por un alto contenido de materia seca en tejido (E1, E4, V3, V7) y baja AFE (V14, V2) que son rasgos típicos de especies de hábitats pobres^(25,26,29).

Por otro lado, cuando las condiciones ambientales son altamente impredecibles y extremosas, conviene disponer de germoplasma con alta variabilidad genética. En nuestro ensayo, el examen de la contribución de la varianza de los genotipos para cada sitio (Cuadro 3), no mostró de forma clara que existiera menos variabilidad genética en el sitio sobrepastoreado, aunque otros estudios^(13,23) han registrado pérdida del banco genético de la especie clave en condiciones de sobrepastoreo. Con base en esos resultados intuitivamente se podría recomendar para hábitats extremosos la utilización

variability in species is a mechanism that allow plant populations to have a greater response capability to adverse environments⁽³⁰⁾.

In the case of blue grama, several studies based on molecular markers have mentioned its high genetic diversity^(13,31,32). In spite of the potential to benefit from this genetic diversity, the development of improved material has barely initiated⁽³²⁾. In Mexico, research on selection and improvement of native grasses is in its initial stages, a pioneering work is being carried by Quero⁽³³⁾ on *B. curtipendula* (Michx) Torr.

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

The present study provides a framework to examine and benefit from the genetic pool of native grasses using two approaches. One approach includes the identification of populations of native grass species that are adapted to specific conditions. This may allow to produce seed *in situ* that may be use to revegetate deteriorated rangelands. The other approach consists in identifying outstanding genotypes that may allow to increase forage productivity and quality, or improve the genetic variability to face unfavourable environments. The scheme described in this paper could be applied to obtain germplasm locally and reduce adaptation problems to local conditions or due to exogamic depression⁽²⁴⁾, which are frequent causes of failures in grassland revegetation. Considering the area of the semiarid rangelands in Mexico we recommend the adoption of these approaches to reduce the negative impact of the problems mentioned before.

End of english version

de germoplasma del sitio Estación, el cual por su historial con una menor presión de pastoreo se esperaría que incluya un banco genético mayor del zacate navajita. Ya se ha sugerido que la variabilidad genética de las especies es un mecanismo que permite a las poblaciones vegetales tener mayor capacidad de respuesta (crecimiento) contra situaciones ambientales extremas⁽³⁰⁾.

En el caso del zacate navajita, se ha mencionado en varios estudios basados en marcadores moleculares^(13,31,32), la gran variabilidad genética de la especie. Aunque existe potencial para aprovechar la variabilidad genética de zacate navajita, ésta apenas comienza a ser explorada por ejemplo, mediante la producción de poblaciones mejoradas⁽³²⁾. En el caso de México, el aprovechamiento del banco genético y germoplasma de gramíneas nativas está en su fase inicial de investigación. Los trabajos de Quero⁽³³⁾ sobre selección y mejoramiento de especies nativas del pastizal como los que ha reportado para *B. curtipendula* (Michx.) Torr. son pioneros.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

Este estudio provee un marco para aprovechar el banco genético y germoplasma de especies de gramíneas nativas siguiendo dos esquemas: uno en el que se identifiquen adaptaciones de poblaciones de la especie nativa y se aprovecha la producción de semilla *in situ* para resolver problemas de revegetación de pastizales deteriorados en la vecindad, y otro, para identificar genotipos con rasgos sobresalientes que permitan mejorar la productividad y calidad forrajera de un sitio o que provean de un fondo genético suficientemente variable para enfrentar factores ambientales adversos. El esquema que aquí se presenta es aplicable en la obtención de germoplasma para ser empleado a nivel local, ya que existen problemas de adaptación a condiciones locales o que pueden causar problemas de depresión exogámica⁽²⁴⁾, y así contribuir al fracaso en el establecimiento de la especie o población sembrada. Por esta razón y considerando los casi 1,300 km de extensión de los pastizales semiáridos en México, es recomendable implementar esquemas de este tipo a lo largo de la región de pastizales, a fin de reducir los problemas mencionados.

LITERATURA CITADA

1. Rzedowski J. Vegetación de México. México DF: Editorial Limusa; 1978.
2. Velázquez A, Mas JF, Palacio JL. Análisis del cambio de uso del suelo. Mapas del Análisis del cambio de uso del suelo.
3. Arredondo JT. Rediseñando la restauración de pastizales semiáridos. Primer foro ambiental del departamento de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales-IPICYT 2002;1:8-13.
4. Painter EL, Detling JK, Steingraeber DA. Grazing history, defoliation, and frequency-dependent competition: effects of two North American grasses. *American J Bot* 1989;76:1368-1379.
5. Quinn JA, Miller RV. A biotic selection study utilizing *Muhlenbergia montana*. *Bull Torrey Bot Club* 1967;94:423-432.
6. Smith ES. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American J Bot* 1998;85:1266-1272.
7. Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 2000;287:1770-1774.
8. Sala OE, Chapin III FS, Huber-Sannwald E. Conclusions. In: Chapin III FS, Sala OE, Huber-Sannwald E editors. *Future scenarios of global biodiversity*. Springer-Verlag, New York, 2001;351-367.
9. Walker B, Steffen W. *Global change and terrestrial ecosystems*. Melbourne, Australia: Cambridge Univ Press; 1996.
10. Arredondo JT, Giner M, Alcocer M, García M. El manejo de pastizales en la ganadería extensiva de zonas áridas. Mem 3er día del ganadero Centro de Investigaciones Pecuarías del Estado de Jalisco 1986:9-89.
11. Huber-Sannwald E. Land use change and biodiversity. a local or global issue? Primer foro ambiental del Departamento de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales-IPICYT 2002;1:110-117.
12. Aguado-Santacruz GA, Garcia-Moya E. Environmental factors and community dynamics at the southernmost part of the North American Graminetum. I. On the contribution of climatic factors to temporal variation in species composition. *Plant Ecology* 1998;135:13-29.
13. Aguado-Santacruz GA, Leyva-López NE, Pérez-Márquez I, García-Moya E, Arredondo-Moreno JT, Martínez-Soriano JP. Genetic variability of *Bouteloua* populations differing in forage production at the southernmost part of the North American Graminetum". *Plant Ecology* 2004;170:287-299.
14. Kotanen PM, Bergelson J. Effects of simulated grazing on different genotypes of *Bouteloua gracilis*: how important is morphology? *Oecologia* 2000;123:66-74.
15. Zar JH. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall; 1984.
16. SAS Institute Inc. *SAS/STAT user's guide*, Release 6.03 edition, Cary, NC, 1992.
17. Carman JG, Briske DD. Morphological and allozymic variation between long-term grazed and non-grazed populations of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. *frequens*. *Oecologia* 1985;66:332-337.
18. Painter EL, Detling JK, Steingraeber. Plant morphology and grazing history: relationships between native grasses and herbivores. *Vegetatio* 1993;106:37-62.
19. Painter EL, Detling JK, Steingraeber DA. Grazing history, defoliation, and frequency-dependent competition: effects of two North American grasses. *Am J Bot* 1989;106:37-62.

SELECCIÓN DE ZACATE NAVAJITA CON DIFERENTE HISTORIAL DE USO

20. Detling JK, Painter EL. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 1983;57:65-71.
21. Jaramillo VJ, Detling JK. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 1988;69:1599-1608.
22. Poley HW, Detling JK. Grazing-mediated differentiation in *Agropyron smithii*: evidence from populations with different grazing histories. *Oikos* 1990;57:326-332.
23. Arredondo JT, Alpuche A, Smith S, Aguiar M, Huber-Sannwald E. An InterAmerican comparison of the genetic erosion of key species in overgrazed semiarid rangelands. *Rang Ecol Manag* [en revisión].
24. Lesica P, Allendorf FW. Ecological genetics and the restoration of plant communities mix or match? *Rest Ecol* 1999;7:42-50.
25. Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC et al. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 1997;79:259-281.
26. Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol* 1999;143:155-162.
27. Arredondo JT, Schnyder H. Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in contrasting grasses. *New Phytol* 2003;158:305-314.
28. Briske DD. Strategies of plant survival in grazed systems: A functional interpretation. In: Hodgson J, Illius AW editors. *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford UK, 1996:37-68.
29. Westoby MA leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 1998;99:213-227.
30. Harper JL. *Population biology of plants*. 8th impr. London, UK: Academic Press; 1990.
31. Fair J, Lauenroth WK, Coffin DP. Demography of *Bouteloua gracilis* in a mixed prairie: analysis of genets and individuals. *J Ecol* 1999;87:233-243.
32. Phan AT, Fu YB, Smith SR. RAPD variations in selected and unselected blue grama populations. *Crop Sci* 2003;43:1852-1857.
33. Quero A, Enríquez JF. Mejoramiento genético de gramíneas forrajeras en México. Importancia estratégica y avances. I Simposio Internacional sobre Manejo de Pastizales. UAAA, Aguascalientes. 2003.

