

ATRIBUTOS FORRAJEROS Y CARACTERÍSTICAS ESTOMÁTICAS DE TRES PASTOS NATIVOS EN UN BOSQUE DE PINO EN CLIMA SEMIÁRIDO

FORAGE ATTRIBUTES AND STOMATAL CHARACTERISTICS OF THREE NATIVE GRASSES IN A PINE FOREST UNDER A SEMI-ARID CLIMATE

Jesús E. Ochoa-Lechuga^{1a}, Jonathan R. Garay-Martínez^{2*}, Edith Ramírez-Segura³, Fernando Lucio-Ruiz⁴, Wilbert A. Poot-Poot^{1b}, Lizeth Vázquez-Rocha⁵ y Santiago Joaquín-Cancino^{1c*}

^{1a} Universidad Autónoma de Tamaulipas, Facultad de Ingeniería y Ciencias. Supermanzana Campus, Centro Universitario. C.P. 87149, Tamaulipas, México
<https://orcid.org/0009-0007-8744-6513>

^{1b} Universidad Autónoma de Tamaulipas, Facultad de Ingeniería y Ciencias. Supermanzana Campus, Centro Universitario. C.P. 87149, Tamaulipas, México
<https://orcid.org/0000-0002-2973-3289>

^{1c} Universidad Autónoma de Tamaulipas, Facultad de Ingeniería y Ciencias. Supermanzana Campus, Centro Universitario. C.P. 87149, Tamaulipas, México
<https://orcid.org/0000-0002-5084-8128>

² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Las Huastecas. Carretera Tampico-Mante km 55. C.P. 89610, Tamaulipas, México
<https://orcid.org/0000-0002-7197-3673>

³ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Agricultura Familiar. Carretera Lagos de Moreno-San Luis Potosí km 8.5. C.P. 47540, Jalisco, México
<https://orcid.org/0000-0001-8018-6674>

⁴ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental San Luis. Carretera San Luis Potosí-Matehuala km 14.5. C.P. 78432, San Luis Potosí, México
<https://orcid.org/0000-0001-5171-0027>

⁵ Universidad Autónoma de Tamaulipas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia Dr. Norberto Treviño Zapata. Carretera Cd. Victoria-Llera de Canales km 5. C.P. 87274, Tamaulipas, México
<https://orcid.org/0009-0007-4370-4197>

* Autor para correspondencia: garay.jonathan@inifap.gob.mx; sjoaquin@docentes.uat.edu.mx

RESUMEN

La rehabilitación o establecimiento de pastizales en zonas áridas y semiáridas requiere seleccionar ecotipos con buen rendimiento y calidad de forraje, además de estar adaptados a condiciones ambientales restrictivas. El objetivo de este estudio fue evaluar la producción forrajera, composición nutrimental y características estomáticas de tres pastos nativos (Banderita, Lobero y Gigante) en un bosque de pino en clima semiárido, en Tamaulipas, México. Las variables evaluadas fueron altura de planta (AP), rendimiento de materia seca (MS), proteína cruda (PC), fibra detergente neutro (FDN) y ácido (FDA), hemicelulosa (HEM), digestibilidad (DIVMS), valor relativo de forraje (VRF), número de estomas (NE), células epidérmicas (NCE) y área estomática (AE). Las variables se analizaron en un diseño completamente al azar (GLM) y se aplicó una prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$). El pasto Gigante registró mayor AP (85 cm) y rendimiento de MS en hoja (516 kg ha⁻¹); además presentó 99 g kg⁻¹ de PC. Banderita registró los valores más bajos de FDN, FDA y HEM (714, 247 y 467 g kg⁻¹, respectivamente),

pero presentó los niveles más altos de DIVMS (601 kg ha⁻¹) y VRF (78). Gigante mostró mayor AE en las superficies abaxial y adaxial, con valores de 349 y 345 µm², respectivamente. Se observaron diferencias en biomasa, valor nutricional y características estomáticas entre las especies evaluadas. Banderita y Gigante destacaron por su rendimiento y calidad forrajera, mostrando potencial para sistemas silvopastoriles con pino en zonas áridas y semiáridas.

Palabras clave: Pastizal, pastizal forestal, adaptación al estrés hídrico, ganadería extensiva, sistema silvopastoril.

ABSTRACT

The rehabilitation or establishment of pastures in arid and semi-arid zones requires the selection of ecotypes with good forage performance and quality, while also being adapted to restrictive environmental conditions. The objective of this study was to evaluate the forage production, nutritional composition and stomatal characteristics of three native grasses (Banderita, Lobero and Gigante) in a pine forest under a semi-arid climate in Tamaulipas, México. The variables evaluated were plant height (PH), dry matter (DM) yield, crude protein (CP), neutral detergent fiber (NDF) and acid (ADF), hemicellulose (HEM), digestibility (DMDIV), relative forage value (RFV), number of stomata (NS), epidermal cells (EC), and stomatal area (SA). The variables were analyzed in a completely randomized design (GLM) and a Tukey test ($\alpha = 0.05$) was applied. Gigante grass exhibited higher PH (85 cm) and DM yield in leaf (516 kg ha⁻¹), while it also presented 99 g kg⁻¹ of CP. Banderita recorded the lowest values of NDF, ADF and HEM (714, 247 and 467 g kg⁻¹, respectively), but it presented the highest levels of DMDIV (601 kg ha⁻¹) and RFV (78). Gigante showed greater SA on the abaxial and adaxial surface, with values of 349 and 345 µm², respectively. Differences in biomass, nutritional value and stomatal characteristics were observed among the evaluated species. Banderita and Gigante stood out for their forage yield and quality, showing potential for use in pine-based silvopastoral systems in arid and semi-arid areas.

Keywords: Grassland, forest rangeland, drought stress adaptation, extensive grazing, silvopastoral system.

INTRODUCCIÓN

En el mundo, las zonas áridas y semiáridas representan alrededor del 40 % de la superficie terrestre, con ecosistemas que desempeñan un papel fundamental en el equilibrio ambiental. De ellos dependen funciones como la conservación de la biodiversidad, la captura de carbono, la regulación del ciclo hidrológico y la producción de forraje (Buisson et al., 2019; Iracheta-Lara et al., 2021). Sin embargo, la ganadería extensiva ha ejercido presión sobre estos ecosistemas, sobre todo a través del sobrepastoreo, que se ha identificado como una de las principales causas del deterioro de pastizales y matorrales; donde las consecuencias van desde la pérdida de cobertura vegetal, erosión del suelo y una progresiva desertificación (Abdelsalam, 2021; Jurado-Guerra et al., 2021). Esta situación se observa en el norte de México; se ha duplicado la tasa de degradación de los pastizales y se ha disminuido la capacidad productiva y ecológica (Iracheta-Lara et al., 2021). Frente a este panorama, es necesario replantear el manejo de los recursos forrajeros y avanzar hacia modelos más sostenibles, que no solo busquen restaurar la cobertura vegetal, sino también asegurar la permanencia de las comunidades

rurales que dependen directamente de estos entornos (Stevens et al., 2016).

En este contexto, los pastos nativos de México constituyen un recurso estratégico. Su conocimiento, conservación y aprovechamiento pueden ser alternativas para sistemas de producción pecuaria más sostenibles y resilientes, ya que estos recursos genéticos poseen adaptaciones locales valiosas frente a condiciones climáticas extremas y prácticas de manejo extensivo (Álvarez-Holguín et al., 2024; Ramírez-Ojeda et al., 2024). Entre las gramíneas nativas con potencial forrajero destacan: *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr., *Bouteloua gracilis* (Kunth) Lag. ex Griffiths, *Bouteloua dactyloides* (Nutt.) Columbus, *Disakisperma dubium* (Kunth) P. M. Peterson & N. Snow., y *Muhlenbergia phleoides* [Kunth] Columbus (Ramírez-Ojeda et al., 2024). En este sentido, se han evaluado diversos genotipos de diferentes especies de pastos nativos con potencial para rehabilitar los agostaderos y aumentar la producción ganadera y, al mismo tiempo, buscando la resiliencia de estos ecosistemas, sin embargo, aún son escasos los estudios comparados con la amplia diversidad de pastos nativos (Quero et al., 2022). Para aprovechar el potencial de los pastos

nativos, es necesario conocer sus características, evaluarlos, trabajar en su mejoramiento y manejo agronómico, ya que, sin manejo, rara vez expresan su potencial de rendimiento y valor nutritivo del forraje (Celis et al., 2023).

Asimismo, es importante considerar el entorno en el que estos pastos se desarrollan, particularmente cuando crecen bajo el dosel de especies arbóreas, como ocurre en sistemas silvopastoriles o en bosques abiertos. Esto permitirá hacer un mejor manejo y aprovechamiento ecosistémico y con ello aumentar la cantidad de biomasa por unidad de superficie, eficientando el uso de los recursos disponibles (Moreno-Perez et al., 2025). Además, la implementación de especies arbóreas en conjunto con pastos puede reducir la pérdida o la erosión del suelo, mejorar la estructura y la fertilidad; además de ser una alternativa para la captura de carbono y mitigar los efectos del cambio climático (Cisneros-Saguilán et al., 2024).

Este tipo de interacciones entre los pastos y la vegetación arbórea no solo depende del ambiente, sino también de las características propias de cada especie. Por ello, en la selección de genotipos además del rendimiento y valor nutritivo es fundamental considerar la selección de pastos que cuenten con una buena estructura y distribución estomática para aumentar las probabilidades de éxito en las rehabilitaciones o establecimiento de pastos en las zonas áridas o semiáridas, debido a que los estomas están relacionados con la concentración de clorofila y la acumulación de biomasa en las plantas (Álvarez-Holguín et al., 2018). Una respuesta temprana de las plantas al déficit hídrico es la reducción del área foliar y del crecimiento de la planta, con ello se reduce la transpiración y con ello se aumenta la eficiencia en el uso del agua (Barratt et al., 2023). Los estomas son estructuras celulares y la vía principal en la regulación de la entrada y pérdida de agua; además, absorben el CO_2 molécula esencial para la fotosíntesis; por lo que una mayor eficiencia en el complejo estomático está relacionado con el incremento en la acumulación de biomasa (Lawson et al., 2014). Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la producción forrajera, la calidad nutritiva y las características estomáticas de tres pastos nativos en un bosque de pino en clima semiárido.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de muestreo

En el Rancho El Capulín, municipio de Bustamante, Tamaulipas, México (23,30505 N, 99,66809 O; m s. n. m.), se seleccionó un sitio de muestreo por su representatividad ecológica. Esta

zona se caracteriza por un clima semiárido (BS_1 hw; Vargas et al., 2007). Dentro de este rancho se encontraba una plantación de pino (*Pinus cembroides* Zucc.) con 17 años de establecida, en arreglo topológico marco real de plantación de 4×4 m (≈ 625 árboles ha^{-1}) y altura de árbol de $3,0\pm 0,5$ m.

Especies evaluadas

Se evaluaron tres especies de pastos establecidos de manera natural: Banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.], Lobero [*Muhlenbergia phleoides* (Kunth) Columbus] y Gigante [*Disakisperma dubium* (Kunth) P. M. Peterson & N. Snow.], todos cosechados en fase reproductiva (semilla en madurez fisiológica), lo cual ocurrió a los 90, 80 y 70 días después del rebrote, respectivamente. Cabe señalar que estas especies se encontraban establecidas de forma natural, sin identificación formal a nivel de variedad; por lo tanto, se consideraron genotipos locales.

Muestreo para la determinación de rendimiento

Previo al inicio del muestreo, el sitio se sometió a un pastoreo intensivo con bovinos y los pastos se dejaron a una altura aproximada de 10 cm sobre el suelo. Posteriormente, se permitió la recuperación natural de la vegetación con las primeras lluvias, que marcaron el inicio del rebrote en las especies evaluadas. A partir de ese punto, las parcelas se mantuvieron sin intervención alguna, lo que permitió observar el desarrollo fisiológico en condiciones ambientales propias del sitio. La cosecha se realizó cuando las plantas alcanzaron la madurez fisiológica de la semilla. El muestreo se realizó aleatoriamente en un área de 50×50 m, con cinco repeticiones para cada especie, en donde se buscaron las poblaciones más homogéneas de cada uno de los pastos; posteriormente, se delimitó un área con la ayuda de un cuadrante de 1 m^2 . Dentro del cuadrante se tomaron tres alturas desde la base del macollo a la punta de la inflorescencia considerándose como altura de planta (AP). Posteriormente se cosechó todo el forraje presente dentro del cuadrante a una altura de 5 cm sobre el suelo, se pesó para obtener el peso en verde y se separó por componentes morfológicos: hoja, tallo, inflorescencia y material muerto (considerando que más del 50 % del tejido foliar se encontrara senescente). Las muestras se guardaron en bolsas de papel, previamente etiquetadas y se secaron en una estufa de aire forzado (OMS60, Thermo Scientific, USA) a 65°C por 48 h, posteriormente, se pesaron en una báscula analítica (CQT 2601, ADAM®, USA), para estimar la proporción (%) de cada componente y el rendimiento de la materia

seca total (MST; kg ha⁻¹). También se obtuvo la relación hoja/tallo al dividir el rendimiento de la hoja entre el tallo.

Análisis del valor nutritivo

Para determinar el valor nutritivo se tomó una muestra compuesta de 200 g por cada una de las especies evaluadas; una vez secas, se trituraron para obtener partículas de 2 mm de diámetro (Thomas-Wiley®, Modelo 4). El contenido de proteína cruda se determinó según la metodología descrita por la AOAC (Asociación de Químicos Agrícolas Oficiales, Horwitz, 2000). Las fibras detergente neutro (FDN) y ácido (FDA) y la digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS) se determinaron mediante los métodos de Ankom (Ankom technology, 2017a, 2017b, 2017c), con tres repeticiones para cada una de las variables. Con la ecuación de Mertens (1987) se estimó el Consumo (%) = 120 / FDN (%), posteriormente se determinó el Valor relativo de forraje: VRF = (Consumo × Digestibilidad) / 1,29 (Undersander et al., 2002).

Muestreo para las características estomáticas

Se seleccionaron al azar tres plantas para cada especie, se tomó la parte central de una hoja joven y libre de daños, posteriormente se realizó una impresión, de la parte abaxial y adaxial de la hoja, colocando una fina capa de esmalte de uñas sobre la superficie de interés, se dejó secar por tres minutos, enseguida se retiró con ayuda de cinta adhesiva, la cual se fijó en un portaobjetos. La impresión se observó en un microscopio óptico compuesto a un aumento total de 400 x (utilizando un ocular de 10 x y un objetivo de 40 x), se evaluaron cinco campos ópticos al azar y posteriormente se extrapoló a 1 mm². Por cada campo óptico se tomó una fotografía, donde se

contabilizó el número total de estomas y células epidérmicas para determinar la densidad (DE) por mm². El área estomática (AE) expresado en μm², se midió con la ayuda de software ImageJ, para eso se utilizaron cinco estomas seleccionados al azar. Con el número de células epidérmicas y el número de estomas (NE) se calculó el índice estomático (IE) mediante la siguiente ecuación propuesta por Wilkinson (1979):

$$IE = \left(\frac{NE}{CE} + NE \right) \times 100$$

donde, IE: índice estomático; NE: Número de estomas por campo óptico; CE: Número de células epidérmicas por campo óptico.

Diseño y Análisis estadístico

Se evaluaron tres tratamientos en un diseño completamente al azar. Las variables se analizaron con el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc.), cuando se encontró diferencia estadística, se aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey (α = 0,05).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características morfoestructurales y composición morfológica

El pasto Gigante registró las mayores alturas, con 85 cm (Tabla 1), valor similar a lo encontrado por Morales-Nieto et al. (2013), quienes reportaron una variación desde los 56 hasta 143 cm en diferentes ecotipos y en condiciones de temporal. Asimismo, esta especie presentó la mayor proporción de hoja (44%). El pasto Lobero presentó de menor altura, 42 cm (p<0,001), similar a lo reportado por Márquez-Godoy et al.

Tabla 1. Características morfoestructurales y composición morfológica de tres pastos nativos en un bosque de *Pinus cembroides* en clima semiárido.

Table 1. Morphostructural characteristics and morphological composition of native grasses in a *Pinus cembroides* forest under a semi-arid climate.

Pasto	Altura total (cm)	Relación hoja/tallo	Hoja	Tallo	Inflorescencia %	Materia Muerta
Banderita	69 b	1,5	34 ab	25 b	32	9
Lobero	42 c	0,4	19 b	41 a	27	13
Gigante	85 a	2,1	44 a	28 ab	20	8
Valor P	< 0,001	0,1602	0,0374	0,0480	0,0620	0,2136

Literales diferentes dentro de cada columna (a, b, c), indican diferencia estadística significativa entre pastos (Tukey; α = 0,05).

(2022) quienes encontraron alturas que varían desde 41 hasta 67 cm, además, presentó la menor proporción de hoja (19%), por consiguiente, presentó la mayor cantidad de tallo (41%). En el presente estudio, el pasto Banderita presentó 69 cm de altura, la cual fue menor a la obtenida por Beltrán et al. (2013), quienes registraron 90 cm de altura total y 70 cm a la inflorescencia, sin embargo, esto fue en la variedad Diana la cual fue cultivada y desarrollada bajo manejo agronómico. Se ha encontrado que la altura de planta del pasto Banderita puede ir desde 40 hasta 104 cm; esta variación se debe a la expresión de la especie según el ambiente en el que se desarrolle (Morales et al., 2016).

No se encontraron diferencias significativas ($p>0,05$) en la relación hoja/tallo entre las especies evaluadas, lo cual podría atribuirse a la ausencia de un manejo agronómico óptimo. Cuando se rebasan los límites de intensidad de defoliación, disminuye la proporción de láminas foliares (Liendo et al., 2019). Los valores encontrados en este estudio (entre 0,4 y 2,1) se deben a que los pastos se encontraron bajo las mismas condiciones ambientales durante todo el año (Hernández et al., 2017). Esta relación es importante ya que permite estimar el momento en que el pasto alcanza su mayor producción de forraje (Aniano-Aguirre et al., 2022).

Rendimiento de materia seca

En el rendimiento de materia seca total respecto a las tres especies no se encontró diferencia significativa ($p = 0,2811$). Sin embargo, Gigante tuvo el mayor rendimiento de hoja con 516 kg ha^{-1} de MS en comparación a pasto Lobero quien obtuvo 194 kg ha^{-1} de MS (Tabla 2). El rendimiento de tallo, inflorescencia y materia muerta entre las especies, no presentaron diferencias significativas ($p>0,05$). Al respecto,

Beltrán et al. (2013) reportaron valores para el pasto Banderita de 1.340 hasta 1.830 kg ha^{-1} de materia seca bajo temporal con precipitaciones que oscilaron entre 247 hasta 420 mm , mientras que Álvarez-Vázquez et al. (2022), reportaron bajo condiciones de riego rendimientos de 1.585 y 5.094 kg ha^{-1} en pasto Banderita y Gigante, respectivamente. Estos, al ser evaluados bajo dosis de fertilización Sáenz-Flores et al. (2015), reportaron valores desde 2.286 hasta 3.192 kg ha^{-1} de MS en pasto Banderita, y en Gigante se encontró rendimientos de 7.975 kg ha^{-1} de MS. Mientras que, en pasto Lobero, se han reportado rendimientos desde 6 hasta $170 \text{ g planta}^{-1}$ de MS (Márquez-Godoy et al., 2022). Cabe mencionar que el rendimiento de cada especie forrajera está influenciado por las condiciones ambientales del sitio, principalmente por la precipitación y temperatura; así como por el manejo agronómico (Ramírez-Ojeda et al., 2024).

Las especies evaluadas en este estudio no recibieron manejo agronómico; además, se infiere que la interacción entre las gramíneas y los pinos no es competitiva, lo cual beneficia a los pastos, especialmente durante las sequías, de modo que los pinos extraen el agua de mayor profundidad en el suelo mediante mecanismos hidráulicos específicos (Yu y D’Odorico, 2015). Se ha documentado que los pinos generan una acumulación extensa de biomasa radical en comparación con la biomasa aérea, lo que permite la formación de una mayor estructura del suelo, además de una mejor retención de agua, características esenciales en zonas semiáridas (Alva-Rodríguez et al., 2020).

Valor nutritivo

El pasto Gigante presentó mayor contenido de PC con 99 g kg^{-1} (Tabla 3), esto se debe a que presentó el mayor rendimiento de hoja, lo

Tabla 2. Rendimiento de materia seca total y por componente de tres pastos nativos en un bosque de *Pinus cembroides* en clima semiárido.

Table 2. Total dry matter and component yield of three native grasses in a *Pinus cembroides* forest under a semi-arid climate.

Pasto	MST	Hoja	Tallo	Inflorescencia	Materia Muerta
kg ha ⁻¹					
Banderita	902	301 ab	226	290	84
Lobero	1.011	194 b	415	264	139
Gigante	1.199	516 a	346	242	94
Valor P	0,2811	0,0288	0,01276	0,6157	0,3820

MST: materia seca total. Literales diferentes dentro de cada columna (a, b), indican diferencia estadística significativa entre pastos (Tukey; $\alpha = 0,05$).

Tabla 3. Valor nutritivo y valor relativo del forraje de tres pastos nativos en un bosque de *Pinus cembroides* en clima semiárido.

Table 3. Nutritional value and relative forage value of three native grasses in a *Pinus cembroides* forest under a semi-arid climate.

	PC	FDN	FDA	HEM	DIVMS	
Pasto	g kg ⁻¹					VRF
Banderita	74 b	714 b	247 b	467 b	601 a	78 a
Lobero	69 c	768 a	266 a	503 a	508 c	62 c
Gigante	99 a	747 a	267 a	479 ab	591 b	74 b
Valor P	<0,0001	0,0030	0,0023	0,0375	<0,0001	<0,0001

PC: proteína cruda; FDN: fibra detergente neutro; FDA: Fibra detergente ácido; HEM: hemicelulosa; DIVMS; digestibilidad *in vitro* de materia seca; VRF: valor relativo de forraje. Literales diferentes dentro de cada columna (a, b, c), indican diferencia estadística significativa entre pastos (Tukey; $\alpha = 0.05$).

cual concuerda con Garay et al. (2020), quienes mencionaron que, a mayor cantidad de hoja fotosintéticamente activa, mayor es el contenido de PC.

En contraste, Lobero registró solo 69 g kg⁻¹ de PC, debido a la menor proporción de hoja (Tabla 1). Al respecto, en pasto Lobero se han registrado valores de PC que van desde 50 a 100 g kg⁻¹, además de tener alrededor de 390 y 70 g kg⁻¹ de hemicelulosa y lignina, respectivamente (Márquez-Godoy et al., 2022). En este estudio, el pasto Lobero que presentó el valor menor de PC, lo cual se atribuye a la mayor proporción de tallo respecto a la hoja, ya que en el tallo se concentra mayor cantidad de lignina creando paredes celulares con mayor grosor (Ledea-Rodríguez et al., 2018). El pasto Banderita presentó 74 g kg⁻¹ de PC, en otras evaluaciones se han encontrado valores de 80 g kg⁻¹ a la floración, sin embargo, cuando llega a madurez fisiológica, disminuye hasta 30 g kg⁻¹ (Beltrán et al., 2013). Asimismo, Álvarez-Holguín et al. (2020) reportaron valores de PC de 114 y 93 g kg⁻¹ en las etapas de crecimiento y floración, respectivamente, bajo condiciones de invernadero. El contenido de PC está determinado por factores como las condiciones edafoclimáticas y la etapa fenológica en la que se cosecha el forraje (Núñez et al., 2022). Los pastos en este estudio se encontraban en fase reproductiva, lo que implica la movilización de nutrientes desde las hojas hacia la inflorescencia para la formación de semilla (Hernández-Guzmán et al., 2021). También se ha documentado que en un mismo macollo existe variación en el contenido de PC, la cual es mayor en las hojas más jóvenes (He y Dijkstra, 2014). El pasto Banderita, presentó el valor medio respecto a PC, sin embargo, registró los valores menores en FDA, FDN y HEM con 714, 247 y 467 g kg⁻¹, respectivamente, mientras

que en Lobero y Gigante no se encontró diferencia significativa para el contenido de fibras (Tabla 3).

El pasto Banderita presentó el valor máximo de DIVMS de 601 g kg⁻¹, por lo que podría haber un mayor aprovechamiento por parte del animal (Álvarez-Holguín et al., 2020). En contraste, el menor valor se registró para el pasto Lobero con 508 g kg⁻¹ ($p < 0,0001$; Tabla 3), debido a que este pasto registró mayor cantidad de tallo, motivo por el cual obtuvo el valor menor de DIVMS, ya que la masa microbiana existente tiene mayor dificultad en degradar la materia orgánica por la cantidad alta de hemicelulosa y lignina (Ledea-Rodríguez et al., 2018). Respecto a la lignina y HEM, se ha reportado que pueden alcanzar contenidos entre 40 y 70% del peso de una planta, lo que provoca efectos negativos en la digestibilidad (Terrett y Dupree, 2019). El pasto Gigante presentó una menor DIVMS (591 g kg⁻¹) en comparación con banderita (601 g kg⁻¹); esto es similar a lo reportado por Garduño-Velázquez et al. (2022), quienes encontraron un valor de 550 g kg⁻¹ de digestibilidad en Gigante. Esta diferencia en la digestibilidad puede estar asociada a factores fisiológicos como la variación en la edad de las hojas o diferencias en el desarrollo de los macollos, así como por las proporciones de FDN y FDA (He y Dijkstra, 2014).

Respecto al VRF, índice que indica la calidad del forraje en términos de su capacidad para ser consumido y digerido por el ganado, el pasto Banderita tuvo el mayor valor (78), mientras que el pasto Lobero presentó el valor más bajo (62; Tabla 3). Los valores de VRF superiores a 150 corresponden a forrajes de excelente calidad, de 125 a 150, a buena calidad, de 103 a 124, a regular calidad, de 87 a 102, a aceptable calidad y menores de 87, a baja calidad (Rohweder et al., 1978; Bozkurt, 2011). En este contexto, los

tres forrajes evaluados se ubican en la categoría de baja calidad forrajera; esto se atribuye a las condiciones de temporal y al estado fenológico reproductivo al momento del muestreo. Sin embargo, el pasto Banderita mostró una ventaja relativa frente a las demás especies, lo que sugiere un mayor potencial para su uso en sistemas de pastoreo extensivo.

Características estomáticas

Las tres especies evaluadas son anfiestomáticas, presentan estomas en ambas caras de la hoja (haz y envés). En cuanto al número de estomas en las hojas seleccionadas por cada especie, el pasto Lobero presentó mayor cantidad de estomas en ambas partes de la hoja (83 y 77), contrario a Gigante con 53 en el envés de la hoja, sin embargo, en el haz Gigante y Banderita no presentaron diferencias significativas (Tabla 4). Teniendo en cuenta a Álvarez-Holguín et al. (2018) y Márquez-Godoy et al. (2024) quienes han descrito para Banderita y Lobero, respectivamente, que existe diferencia en el número de estomas presentes en la cara abaxial y adaxial de las hojas, sin embargo, lo que evidencia la presencia de estomas en ambas caras, esta característica es importante en plantas C4 muchas de ellas presentes en zonas áridas y semiáridas. Estas áreas se caracterizan por la escasez de agua, por lo que, estas plantas han desarrollado mecanismos que les ayuden a controlar la fotorrespiración, lo que hace continuar fotosintetizando aún con sus estomas cerrados, esto incrementa la eficiencia en el uso del agua, al reducir la pérdida de esta por transpiración (Klooster y Plamer-Young, 2004; Pathare et al., 2019).

En la superficie abaxial de la hoja el IE del pasto Lobero presentó el valor mayor (16,2), esto se debe a que este valor está relacionado con el NE, mismos que concuerdan con los resultados encontrados por Márquez-Godoy et al. (2024), quienes encontraron valores de 17,9 y 16,4 en cara adaxial y abaxial, respectivamente; aunque, en el AE se registraron valores mayores (299 y 268 μm^2 , respectivamente), esto en 33 poblaciones colectados en el estado de Chihuahua. Sin embargo, en este estudio la cara adaxial no mostró diferencias significativas ($p=0,1041$) y los valores encontrados oscilaron entre 15,2 y 16,4 (Tabla 4). El pasto Lobero presentó una mayor DE tanto en la cara adaxial como en la abaxial (265 y 245 estomas mm^{-2} , respectivamente), en comparación con Gigante, el cual obtuvo el menor valor (169 estomas mm^{-2}) en la cara abaxial; sin embargo, en la cara adaxial de hojas de Banderita y Gigante, no hubo diferencias (Tabla 4).

El pasto Lobero y Banderita registraron valores mayores de DE en comparación con Gigante, sin embargo, bajo condiciones de aridez, esto no implica necesariamente una mayor transpiración ya que las plantas tienden a cerrar parcial o totalmente sus estomas como mecanismo de adaptación al estrés hídrico, lo cual puede inhibir la absorción de CO_2 y afectar la regulación de temperatura externa de las plantas (Faralli et al., 2019). Sin embargo, estos pastos, al ser C₄, no se ven comprometidos ya que cuentan con estomas en ambas partes de la hoja mejorando la capacidad fotosintética; además, se postula que un mayor número de estomas está relacionado con una mejor absorción de CO_2 , aun cuando sea baja la concentración (Márquez-Godoy et al., 2024). Los

Tabla 4. Índice, Densidad y Área Estomática en tres pastos nativos en un bosque de *Pinus cembroides* en clima semiárido.

Table 4. Index, Density and Stomatal Area of three native grasses in a *Pinus cembroides* forest under a semi-arid climate.

Cara de la hoja	Pasto	Número de	Índice Estomático	Densidad Estomática	Área estomática
		Estomas		(estomas mm^{-2})	(μm^2)
Envés	Banderita	66 b	13,1 b	209 b	220 b
	Lobero	83 a	16,2 a	265 a	154 c
	Gigante	53 c	14,5 b	169 c	349 a
	Valor P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Haz	Banderita	64 b	15,2	202 b	214 b
	Lobero	77 a	16,4	245 a	160 c
	Gigante	60 b	16,2	189 b	345 a
	Valor P	< 0,0001	0,1041	< 0,0001	< 0,0001

μm : micra. Literales diferentes dentro de cada columna (a, b, c), indican diferencia estadística entre pastos (Tukey; $\alpha = 0,05$).

pastos C_4 han evolucionado para almacenar CO_2 en las células de la vaina de la superficie adaxial, de modo que la enzima Rubisco pueda seguir generando fotoasimilados a pesar de tener los estomas cerrados (Lawson et al., 2014).

El pasto Gigante obtuvo la menor DE y mayor AE en ambas caras de la hoja (169 estomas mm^{-2} y 349 μm^2 en abaxial y 189 estomas mm^{-2} y 345 μm^2 en adaxial), a diferencia de Lobero, el cual registró 154 y 150 μm^2 en abaxial y adaxial, respectivamente (Tabla 4). El pasto Gigante registró estomas más grandes y mayor rendimiento de hoja, con 516 $kg\ ha^{-1}$ de MS, lo cual concuerda con lo mencionado por Molina-Salazar et al. (2024), quienes encontraron que en pastos con menor DE y mayor AE se observa una mayor capacidad de producción de biomasa. Nguyen et al. (2023) mencionan que entre más grande sea el poro estomático, mayor es la absorción de CO_2 lo que permite una mayor producción de biomasa, sin embargo, esto es regulado por la disponibilidad de agua y temperatura. Además, se debe tener en cuenta que la cobertura del dosel de *Pinus cembroides* probablemente redujo la disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y modificó el microclima edáfico, lo que pudo influir en las tasas de fotosíntesis, en la distribución de la biomasa entre los órganos de la planta y en la expresión morfo-anatómica de los estomas. En los bosques de pino se ha documentado que la luz al sotobosque disminuye significativamente, afectando la temperatura y la humedad del aire y del suelo, con consecuencias directas en la fisiología de las plantas bajo el dosel (Khan et al., 2023). Asimismo, se ha reportado que, bajo condiciones de sombra, las plantas pueden presentar estomas más grandes, pero menos densos como estrategia compensatoria (Rahman et al., 2022).

En relación con el tamaño de los estomas, Lawson y Vialet-Chabrand (2018) señalan que un estoma más grande tiene una correlación negativa con la sensibilidad hacia la sequía, ya que se considera que el cierre de los estomas es más lento. Sin embargo, en gramíneas, se ha observado que la morfología de sus estomas (en forma de mancuerna), permiten responder a mayor velocidad ante factores ambientales, lo que regula y evita la pérdida de agua por transpiración (Silva-Alvim et al., 2023). Se ha mencionado que la DE es afectada por las condiciones climáticas, lo que permite obtener información para comparar especies y comprender sus mecanismos de adaptación a ambientes áridos y semiáridos (Márquez-Godoy et al., 2024; Álvarez-Holguín et al., 2025). En este contexto, se ha observado que los pastos con menor DE y mayor AE presentan una mayor capacidad de adaptación a ambientes

con restricción de humedad (Álvarez-Holguín et al., 2025). Como resultado de estos hallazgos, se han desarrollado herramientas genéticas orientadas a la manipulación de los estomas, con el propósito de mejorar la eficiencia en el uso del agua y, por ende, la tolerancia de las plantas a eventos de sequía (Lawson et al., 2014; Franks et al., 2015; Nguyen et al., 2023).

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio demostraron diferencias en la producción forrajera, la calidad nutritiva y las características estomáticas de los pastos evaluados bajo un bosque de pino en un clima semiárido. El pasto Gigante destacó por su mayor rendimiento de materia seca en hoja y por estomas de mayor tamaño, mientras que Banderita presentó una mayor calidad del forraje, con menor contenido de fibra y mayor digestibilidad. Aunque Lobero mostró una mayor densidad estomática, este rasgo no se tradujo en un mejor desempeño productivo. En conjunto, Banderita y Gigante presentaron mayor potencial para su aprovechamiento en sistemas silvopastoriles en las zonas áridas y semiáridas.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias por el financiamiento del proyecto 12563636430-Colecta, conservación y multiplicación de gramíneas nativas y leguminosas importantes en la recuperación de agostaderos en la región árida-semiárida de México.

Contribución de autores

Jesús E. Ochoa-Lechuga y Edith Ramírez-Segura, participación activa en la metodología; Fernando Lucio-Ruiz y Lizeth Vázquez-Rocha, participación activa en la revisión bibliográfica; Wilbert Alfredo Poot-Poot y Jonathan R. Garay-Martínez, participación activa en la discusión de los resultados; y Jonathan R. Garay-Martínez y Santiago Joaquín-Cancino, participación activa en la discusión de resultados y aprobación final del artículo.

LITERATURA CITADA

Abdelsalam, M.I. 2021. Effects of overgrazing on rangeland resources in semi-arid areas: A review. *Agrica* 10(2):144-151. <https://doi.org/10.5958/2394-448X.2021.00022.5>.

- Álvarez-Holguín, A., C.R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, C.H. Avendaño-Arrazate, H.O. Rubio-Arias y F. Villarreal-Guerrero. 2018. Caracterización estomática, concentración de clorofila y su relación con producción de biomasa en *Bouteloua curtipendula*. *Agronomía Mesoamericana* 29(2):251-261. <http://dx.doi.org/10.15517/ma.v29i2.29900>.
- Álvarez-Holguín, A., C.R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, J.M. Ochoa-Rivero, O. C. Ponce-García, J.A. Prieto-Amparán, J.H. Vega and F. Villareal-Guerrero. 2024. Grass species with potential for rangelands restoration in northern Mexico: an assessment with environmental niche modeling. *Scientific Reports* 14(1):6318. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-56918-1>.
- Álvarez-Holguín, A., F. Villarreal-Guerrero, C.G. Monzón-Burgos, C.R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma, E. Ramírez-Segura y J.M. Ochoa-Rivero. 2025. Respuestas de aclimatación a la sequía en plántulas de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.]. *Revista Fitotecnia Mexicana* 48(1):45-55. <https://doi.org/10.35196/rfm.2025.1.45>.
- Álvarez-Holguín, A., J.E. Ochoa-Rivero, O.C. Ponce-García, C.R. Morales-Nieto y R. Corrales-Lerma. 2020. Atributos agronómicos, composición nutricional y su relación en genotipos de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*). *Ciencia e Innovación* 3(2):277-289.
- Álvarez-Vázquez, P., A.R. Rojas-García, S. Joaquín-Cancino, M. Velázquez-Martínez, L.T. Rodríguez-Ortega y F.J. Hernández-Guzmán. 2022. Producción de forraje y semilla de ocho pastos al establecimiento en Tulancingo, Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 3(6):1041-1053. <https://doi.org/10.29312/remexca.v13i6.3027>.
- Alva-Rodríguez, S., J. López-Upton, J.J. Vargas-Hernández y L.M. Ruiz-Posadas. 2020. Biomasa y crecimiento de *Pinus cembroides* Zucc. y *Pinus orizabensis* D. K. Bailey & Hawksworth en respuesta al déficit hídrico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 26(1):71-83. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2019.02.015>.
- Aniano-Aguirre, H., M.A. Maldonado-Peralta, L. Gasga-Pérez, U.V. Pelaez-Estrada, J.A. Hernández-Marín y A.R. Rojas-García. 2022. Características estructurales de pastos: Mulato II, Convert 330 y Convert 431 (*Urochloa híbrido*). *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 13(5):863-872. <https://doi.org/10.29312/remexca.v13i5.3230>.
- Ankom Technology. 2017a. Neutral detergent fiber in feeds - filter bag technique (for A200 and A200I; NDF Method 6). Ankom Technology Corp., Macedon, NY. https://www.ankom.com/sites/default/files/document-files/Method_5_ADF_A200.pdf (Accessed 1 Apr. 2025).
- Ankom Technology. 2017b. Acid detergent fiber in feeds - filter bag technique (for A200 and A200I; ADF Method 5). Ankom Technology Corp., Macedon, NY. https://www.ankom.com/sites/default/files/document-files/Method_5_ADF_A200.pdf (Accessed 1 Apr. 2025).
- Ankom Technology. 2017c. In vitro true digestibility using the ANKOM DAISY II Incubator (IVTD Method 3). Ankom Technology Corp., Macedon, NY. https://www.ankom.com/sites/default/files/202408/Method_3_InVitro_D200_D200I.pdf (Accessed 1 Apr. 2025).
- Barratt, G.E., E.H. Murchie, and D. L. Sparkes. 2023. Water use efficiency responses to fluctuating soil water availability in contrasting commercial sugar beet varieties. *Frontiers in Plant Science* 14:1119321. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1119321>.
- Beltrán, S., C.A. García, J.A. Hernández, C. Loreda, J. Urrutia, L.A. Gonzáles y H.G. Gámez. 2013. "Banderilla Diana" *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr., nueva variedad de pasto para zonas áridas y semiáridas. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 4:217-221.
- Bozkurt, A. 2011. Determination of relative feed value of some legume hays harvested at flowering stage. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances* 6:525-530. <https://doi.org/10.3923/ajava.2011.525.530>.
- Buisson, E., S.L. Stradic, F.A.O. Silveira, G. Durigan, G.E. Overbeck, A. Fidelis, G.W. Fernandes, W.J. Bond, J.M. Hermann, G. Mahy, S.T. Alvarado, N.P. Zaloumis, and J.W. Veldman. 2019. Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews* 94(2):590-609. <https://doi.org/10.1111/bvr.12470>.
- Celis, M.D., F. López, A.P. Sainz, J.G. Estrada, C.G. Martínez y C.M. Arriaga. 2023. Masa forrajera y valor nutritivo de los pastos nativos del altiplano central de México. *Archivos de Zootecnia* 72(277):24-30. <https://doi.org/10.21071/az.v72i277.5698>.

- Cisneros-Saguilán, P., G. Hernández-Salinas y M. Hernández. 2024. Sistemas silvopastoriles, una alternativa para atenuar el impacto del cambio climático en la ganadería. *Idesia* 42(2):51-58. <http://dx.doi.org/10.4067/s0718-34292024000200051>.
- Faralli, M., J. Matthews and T. Lawson. 2019. Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal conductance for crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology* 49:1-7. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.01.003>.
- Franks, P.J., T.W. Doheny-Adams, Z.J. Britton-Harper and J.E. Gray. 2015. Increasing water-use efficiency directly through genetic manipulation of stomatal density. *New Phytologist* 207(1):188-195. <https://doi.org/10.1111/nph.13347>.
- Garay, J.R., B. Estrada, Y. Bautista, A. Bernal-Flores, S.I. Mendoza, J.C. Martínez, E. Sosa and S. Joaquín. 2020. Forage yield and quality of buffel H-17 and *Urochloa* hybrids at different regrowth ages under semi-arid conditions. *Grasslands science* 66(4):277-284. <https://doi.org/10.1111/grs.12278>.
- Garduño-Velázquez, S., A. Pérez-Hernández y A.R. Quero-Carrillo. 2022. Pasto Gigante. *Disakisperma dubia* (Kunth) Peterson & N. Snow. p. 223-236. En Quero, A.R. y A. Flores. (ed.). Gramíneas Nativas. Importancia e Impacto en Ecosistemas Ganaderos. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- He, M. and F. A. Dijkstra. 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta analysis. *New Phytologist* 204(4):924-931. <https://doi.org/10.1111/nph.12952>.
- Hernández, A., A. Hernández, A.J. Chay, S.I. Mendoza, S. Ramírez, A.R. Rojas, y J. Ventura. 2017. Componentes del rendimiento y valor nutritivo de *Brachiaria humidicola* cv Chetumal a diferentes estrategias de pastoreo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 8(3):599-610. <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i3.34>.
- Hernández-Guzmán, F.J., L.T. Rodríguez-Ortega, M. Velázquez-Martínez, P. Landa-Salgado, A. Rodríguez-Ortega y J.L. Castellón-Montelongo. 2021. Influencia del tamaño del cariósipide y embrión en el desarrollo de plántulas de pastos. *Interciencia* 46:309-316.
- Horwitz, W. 2000. Official Methods of Analysis of AOAC International. Association of Official Analytical Chemists. USA. 2 200 p.
- Iracheta-Lara, I.Z., N.S. Hernández-Quiroz, A. Pinedo-Alvarez, E. Santellano-Estrada, J.A. Prieto-Amparán, F. Villarreal-Guerrero, and C.R. Morales-Nieto. 2021. Potential distribution of five native grass species in Northern Mexico and their dynamics due to climate variability. *Polish Journal of Ecology* 69(2):73-83. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2021.69.2.001>.
- Jurado-Guerra, P., M. Velázquez-Martínez, R.A. Sánchez-Gutiérrez, A. Álvarez-Holguín, P.A. Domínguez-Martínez, R. Gutiérrez-Luna, R.D. Garza-Cedillo, M. Luna-Luna y M.G. Chávez-Ruiz. 2021. Los pastizales y matorrales de zonas áridas y semiáridas de México: Estatus actual, retos y perspectivas. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 12(3):261-285. <https://doi.org/10.22319/rmcp.v12s3.5875>.
- Khan, I., D.M. Zahid, M. Zubair, S.A. Manzoor, G. Yasin, M. W. Mohammad, K.A. Khan, S. U. Rahman, and A. Qin. 2023. Influence of aspect on vegetation dynamics: insights into the understory vegetation diversity of the dry temperate forests of South Waziristan Agency, Pakistan. *Frontiers in Forests and Global Change* 6:1199601. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1199601>.
- Klooster, B., and E. Palmer-Young. 2004. Water stress marginally increases stomatal density in *E. canadensis*, but not in *A. gerardii*. *Tillers* 5:35-40.
- Lawson, T. and S. Viallet-Chabrand. 2018. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist* 221(1):93-98. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>.
- Lawson, T., A.J. Simkin, G. Kelly and D. Granot. 2014. Mesophyll photosynthesis and guard cell metabolism impacts on stomatal behaviour. *New Phytologist* 203(4):1064-1081. <https://doi.org/10.1111/nph.12945>.
- Ledeá-Rodríguez, J.L., J.V. Ray-Ramírez, O. La-O-León y J.J. Reyes-Pérez. 2018. Degradabilidad ruminal de la materia orgánica de variedades de *Cenchrus purpureus* tolerantes a sequía. *Agronomía Mesoamericana* 29(2):375-387. <http://dx.doi.org/10.15517/ma.v29i2.29546>.
- Liendo, M.E., A.A. Gonzáles, L.E. Olea, A. Alegre, L. Suárez, M. Guerineau, G.O. Martín y J.R. Toll Vera. 2019. Relación hoja-tallo en el estado fenológico de la floración, en gramíneas naturales y cultivadas del Chaco Occidental Semiárido del departamento Trancas, Tucumán, Argentina. *Revista Agronómica del. Noroeste Argentino* 39:45-51.

- Márquez-Godoy, J.N., C.R. Morales-Nieto, R. Corrales-Lerma y A. Álvarez-Holguín. 2024. Caracterización estomática de poblaciones de pasto Lobero [*Muhlenbergia phleoides* (Kunth) Columbus] en el norte de México. *Tecnociencia Chihuahua* 18:e1376. DOI: <https://doi.org/10.54167/tch.v18i1.1376>.
- Márquez-Godoy, J.N., R. Corrales-Lerma, A. Álvarez-Holguín, F. Villarreal-Guerrero, E. Santellano-Estrada, A. Pinedo-Álvarez y C.R. Morales-Nieto. 2022. Diversidad morfológica y nutricional de poblaciones de pasto lobero (*Muhlenbergia phleoides* [Kunth] Columbus) en Chihuahua, México. *Acta Universitaria* 32:1-16. <https://doi.org/10.15174/au.2022.3404>.
- Mertens, D.R. 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. *Journal of Animal Science* 64(5):1548-1558. <https://doi.org/10.2527/jas1987.6451548x>.
- Molina-Salazar, C.Y., C.R. Morales-Nieto, A. Álvarez-Holguín, R. Corrales-Lerma y E. Santellano-Estrada. 2024. Relación de la eficiencia fotosintética, características estomáticas y producción forrajera en poblaciones de pasto banderita. *Revista Fitotecnica Mexicana* 47(2):147-155. <https://doi.org/10.35196/rfm.2024.2.147>.
- Morales, C.R., C. Avendaño, A. Melgoza, K.C. Gil, A.R. Quero, P. Jurado y M. Martínez. 2016. Caracterización morfológica y molecular de poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) en Chihuahua, México. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 7(4):455-469.
- Morales-Nieto, C.R., O. Rivero-Hernández, A. Melgoza-Castillo, P. Jurado-Guerra y M. Martínez-Salvador. 2013. Caracterización morfológica y molecular de *Leptochloa dubia* (Poaceae) en Chihuahua. México. *Polibotánica* 36:79-94.
- Moreno-Perez, C., D. Mora-Motta, F.A. Ortiz-Morea, J. Blesh and A.M. Silva-Olaya. 2025. Transitioning from extensive pastures to silvopastoral systems improves multiple soil ecosystem services in Colombian Amazon. *Science of the Total Environment* 974:179-185. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.179185>.
- Nguyen, T.B.A., C. Lefoulon, T.H. Nguyen, M.R. Blatt and G. Carroll. 2023. Engineering stomata for enhanced carbon capture and water-use efficiency. *Trends in Plant Science* 28(11):1290-1309. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.06.002>.
- Núñez, L., A. Hirigoyen, M. Durante, J.M. Arroyo, F. Cazzuli, C. Bremm and M. Jaurena. 2022. What factors control the crude protein content variation of a basaltic "Campos" native grassland of south America?. *Agronomy* 12(8):1-12. <https://doi.org/10.3390/agronomy12081756>.
- Pathare, V.S., N. Koteyeva and A.B. Cousins. 2019. Increased adaxial stomatal density is associated with greater mesophyll surface area exposed to intercellular air spaces and mesophyll conductance in diverse C4 grasses. *New Phytologist* 225(1):169-182. <https://doi.org/10.1111/nph.16106>.
- Quero, A.R., A. Santa Cruz, M. Hernández, L. Miranda y P. Pérez. 2022. Recursos genéticos de gramíneas para el pastoreo extensivo. Condición actual y urgencia de su conservación ante el cambio climático. p. 11-40. En Quero, A.R y A. Flores. (ed.). *Gramíneas Nativas. Importancia e Impacto en Ecosistemas Ganaderos*. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- Rahman, A.A.S., M. Rahman, M. H. Shimanto, M. G. Kibria, and M. Islam. 2022. Stomatal size and density trade-off varies with leaf phenology and species shade tolerance in a South Asian moist tropical forest. *Functional Plant Biology* 49(3):307-318. <https://doi.org/10.1071/FP21159>.
- Ramírez-Ojeda, G., E. Ramírez-Segura, L.A. Barrera-Guzmán and A. Vázquez-González. 2024. Ecogeography and climate change in forage grasses from arid and semi-arid regions of Mexico. *Grasses* 3(2):110-129. <https://doi.org/10.3390/grasses3020008>.
- Rohweder, D.A., R.F. Barnes and N. Jorgensen. 1978. Determining forage quality. *Journal of Animal Science* 47:747-759. <https://doi.org/10.2527/jas1978.473747x>.
- Sáenz-Flores, E., R.A. Saucedo-Terán, C.R. Morales-Nieto, P. Jurado-Guerra, C.R. Lara-Macías, A. Melgoza-Castillo y J.A. Ortega-Gutiérrez. 2015. Producción y calidad de semillas de pastos forrajeros como respuesta a la fertilización en Aldama, Chihuahua. *Tecnociencia Chihuahua* 9(2):111-119. <https://doi.org/10.54167/tch.v9i2.596>.
- Silva-Alvim, F., J. Chaves, A. Harvey and M.R. Blatt. 2023. Speedy stomata of a C4 plant correlate with enhanced K⁺ channel gating. *Plant, Cell & Environment* 47(3):817-831. <https://doi.org/10.1111/pce.14775>.

- Stevens, N., B.F.N. Erasmus, S. Archibald, and W.J. Bond. 2016. Woody encroachment over 70 years in South African savannas: Overgrazing, global change or extinction aftershock? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371(1703): 20150437. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0437>.
- Terrett, O.M. and P. Dupree. 2019. Covalent interactions between lignin and hemicelluloses in plant secondary cell walls. *Current Opinion in Biotechnology* 56:97-104. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2018.10.010>.
- Undersander, D., J.E. Moore, and N. Schneider. 2002. Relative forage quality. *Focus on forage*. 4:1-2.
- Vargas, V., R.M. Hernández, L.J. Gutiérrez, D.C. Plácido y C.A. Jiménez. 2007. Clasificación climática del Estado de Tamaulipas, México. *Ciencia UAT* 2(2):15-19.
- Yu, K. and P. D'Odorico. 2015. Hydraulic lift as a determinant of tree-grass coexistence on savannas. *New Phytologist* 207(4):1038-1051. <https://doi.org/10.1111/nph.13431>.

